Arbeiten
aus dem Zoologischen Institut zu Graz.
X. Band. No. 1.

Studien an Doppelplanarien.

Die Kokonbildung und -ablage bei Planarien und vermehrter Zahl der Copulationsapparate.

Von

Prof. Dr. **Ludwig Böhmig**
(Graz).

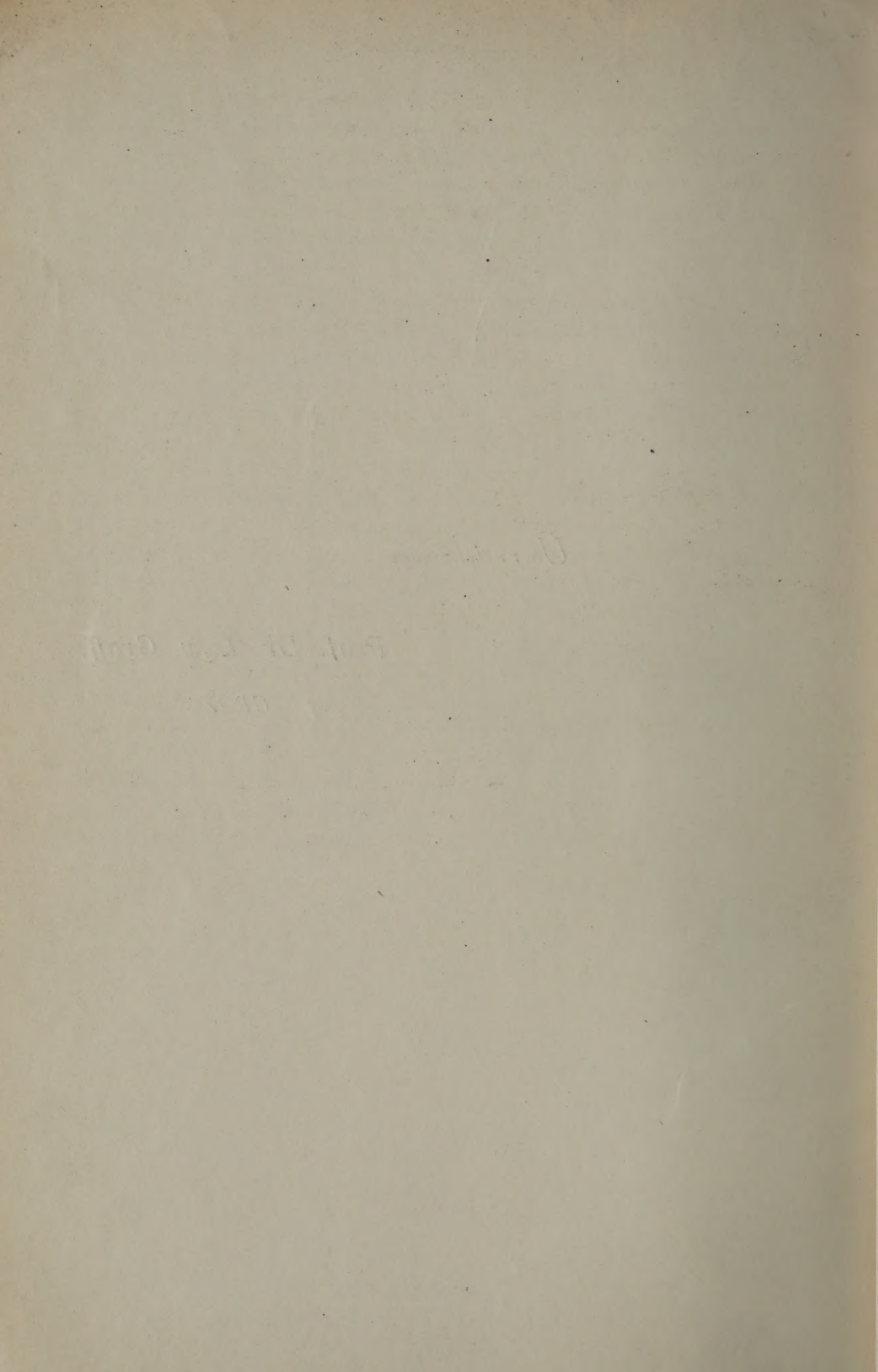
Sonderabdruck aus „Zoologische Jahrbücher“, herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen. Abt. f. Anat. 36. Band, Heft 3.
Verlag von Gustav Fischer in Jena. 1913.



Überreicht von

Prof. Dr. L. v. Graff,

GRAZ.



Studien an Doppelplanarien.

Die Kokonbildung und -ablage bei Planarien mit vermehrter Zahl der Copulationsapparate.

Von

Prof. Dr. **Ludwig Böhmig** (Graz).

(Aus dem Zool. Institut der Universität zu Graz.)

Mit Tafel 27–28 und 5 Abbildungen im Text.

Zur vorliegenden Untersuchung wurde ich durch den zufälligen Fund einer *Polycelis nigra var. brunnea* (O. F. Müller) mit verdoppeltem Hinterkörper angeregt. Die Spaltung begann dicht hinter dem Munde, die beiden Hinterenden waren von gleicher Größe und, soweit dies ohne eingehendere Untersuchung festgestellt werden konnte, übereinstimmend gebaut; an einem jeden ließ sich ein Genitalporus erkennen, beide Poren waren von der Mundöffnung gleichweit entfernt.

Derartige Doppelbildungen sind nach Steinmann's [1]) und Wilhelmi's [2]) Angaben bei Procerodiden häufig zu beobachten, bei Süßwassertricladen habe ich sie nur verhältnismäßig selten zu Gesicht bekommen, obwohl ich ein reiches Material verschiedener Arten zu sehen Gelegenheit hatte.

---

1) Steinmann, lit. 9, p. 553.
2) Wilhelmi, 12, p. 56.

Das im folgenden mit A bezeichnete Tier wurde isoliert; es legte in Zwischenräumen von 5—6 Tagen Kokons ab und zwar stets ein Paar. Die Kokons eines Paares waren von gleicher Größe und lagen so dicht nebeneinander, daß eine Berührung stattfand. An Größe standen die einzelnen Eikapseln hinter normalen, die allerdings in dieser Hinsicht bedeutende Schwankungen aufweisen (1,1 mm bis 2,0 : 1,6 mm), etwas zurück.

Sämtlichen Kokons entschlüpften Junge, wenigstens fand ich sie alle nach Verlauf von einigen Wochen in der für diese Art typischen Weise geöffnet: die ansehnliche, ungefähr kreisförmige, zuweilen auch etwas unregelmäßige, mit glatten oder grobgezackten Rändern versehene Öffnung ist an dem einen Pole der Eikapsel gelegen, das abgesprengte deckelartige Stück hat demnach eine etwas verschiedene Gestalt. Ich betone diese Form der Öffnung, eine anscheinend unwesentliche Sache, deshalb, weil ich sie nur an Kokons, aus denen Junge hervorgegangen waren, angetroffen habe; ab und zu findet man auch Eikapseln, die einen langen, fast von Pol zu Pol reichenden Spalt aufweisen; derartige Kokons sind nach meinen Beobachtungen stets taub, sie enthalten nur Dottermaterial in größerer oder geringerer Menge.

Besondere ungünstige Umstände verhinderten mich festzustellen, ob in den Kokons eines Paares die gleiche Zahl von Jungen enthalten war oder eine verschiedene; daß aber im vorliegenden Falle beide Keimstöcke an der Kokonbildung durch Lieferung von Keimzellen beteiligt waren, glaube ich aus dem oben angeführten Befunde sowie aus der später zu schildernden Verbindung der Keimstöcke mit den Copulationsapparaten mit Sicherheit entnehmen zu dürfen.

Es schien mir von einigem Interesse zu wissen, ob bei vermehrter Zahl der Copulationsapparate stets simultan eine entsprechende Anzahl von Eikapseln gebildet wird; aus der übereinstimmenden oder verschiedenen Zahl der Jungen in gepaarten Kokons ließen sich dann Schlüsse bezüglich des gleichen resp. ungleichen Reifezustandes der Keimstöcke ziehen.

Speziellere Angaben liegen meines Wissens hierüber in der Literatur nicht vor; aus den ungeraden Zahlen, in denen die Embryonen zuweilen in einem Kokon enthalten sind, läßt sich auf einen nicht immer übereinstimmenden Reifezustand der beiden Keimstöcke schließen, vorausgesetzt, daß sie überhaupt immer beide an

der Kokonbildung Anteil haben. So fand Ijima[1]) in einem sehr kleinen Kokon von *Dendrocoelum lacteum* 7 Embryonen, während zumeist 24—42 vorhanden sind; nach Mattiesen[2]) enthalten die Kokons von *Planaria torva* 7—10 Eizellen, und bei *Polycelis nigra* variiert die Zahl der Jungen, die aus einem Normalkokon hervorgehen, zwischen 2 und 10; gewöhnlich waren es 6, ab und zu zählte ich 3 und 5.

Genauere Angaben werden ermöglicht durch die Beobachtung gepaarter Kokons und durch die Untersuchung der Keimstöcke zurzeit der Spindelbildung für das erste Richtungskörperchen. Ich hatte Gelegenheit 3 Individuen, die sich auf diesem Entwicklungsstadium befanden, zu untersuchen; die Zahl der Oocyten mit Richtungsspindel war bei allen dreien in den beiden Keimstöcken eine verschiedene, bei dem ersten betrug sie 2 und 4, bei dem zweiten 3 und 5, bei dem dritten 1 resp. 9. Die große Verschiedenheit im Reifezustande bei dem dritten Tiere läßt es möglich erscheinen, daß in manchen Fällen die in einem Kokon enthaltenen Keimzellen nur einem Keimstocke entstammen, eine Annahme, die durch die Beobachtungen an gepaarten Kokons eine Bestätigung erfährt. Die Eikapseln eines Paares enthielten zuweilen die gleiche Zahl von Embryonen (3 + 3, 2 + 2), zuweilen eine ungleiche (4 + 2), häufig erwiesen sich beide als taub; in einem Falle entschlüpften dem einen Kokon 4 Junge, während der andere nur von Dotterzellen erfüllt war.

Zur Gewinnung des für diese Beobachtungen notwendigen Materials spaltete ich einer Anzahl noch nicht geschlechtsreifer Individuen von *Pol. nigra* das Hinterende bis in die Nähe der Mundöffnung oder schnitt einen sehr schmalen, keilförmigen, mit der Spitze nach vorn gerichteten Streifen in der Medianebene aus; einem Tiere wurde der Hinterkörper in gleicher Ausdehnung in 3 Lappen gespalten, und einigen durchschnitt ich den Vorderkörper in longitudinaler Richtung von der Pharynxwurzel bis zum Stirnrande; dies letztere geschah um festzustellen, ob es in dem gemeinsamen Hinterkörper zur Bildung nur eines oder zweier Copulationsapparate kommen würde, da die Entwicklung zweier Paare von Keimstöcken, einem in jedem Vorderkörper, anzunehmen war.

In allen Fällen vereinigten sich die Schnittränder immer wieder sehr rasch, so daß die Spaltungen des öfteren wiederholt werden

1) Ijima, 6, p. 442.
2) Mattiesen, 7, p. 284.

mußten; leider ging ein großer Teil der Tiere aus unbekannten Ursachen zugrunde, und ich verfügte schließlich über eine nur geringe Zahl geeigneter Individuen.

Die Tiere mit zwei oder drei Hinterkörpern (Textfig. A, *B—E*) entwickelten in einem jeden einen mehr oder weniger vollständig ausgebildeten Copulationsapparat und legten im allgemeinen simultan oder in Zwischenräumen von einigen Stunden bis zu einem halben Tage 2 resp. 3 Kokons.

Fig. A.
Nach dem Leben gezeichnet. Ventralseite.
Bedeutung der Buchstaben s. Tafelerklärung. e Doppelkokon von E.

Das mit 3 Copulationsapparaten ausgestattete Individuum (Textfig. A, *B*) legte in der Zeit vom 28. März bis 8. Juli (am 9. wurde es getötet) 12 mal Kokons ab; das 2. sowie die beiden letzten Gelege bestanden aus je 2, die übrigen aus je 3 Kokons; von den letzteren war der eine stets ganz erheblich kleiner (0,35—0,57 mm Durchmesser) als die beiden anderen, deren Durchmesser durchschnittlich 1,8 : 1 mm betrugen, und wies im Gegensatz zu diesem eine kuglige, nicht eiförmige Gestalt auf. Die Untersuchung des in Schnitte zerlegten Tieres ergab das Vorhandensein zweier Kokons im Atrium genitale resp. im Atrium masculinum des Copulationsapparats III (Textfig. C, III) und zwar entsprachen diese in Form und Größe den in den beiden letzten Gelegen fehlenden; es muß also auch für diese Gelege die Zahl 3 wie bei den vorhergehenden angenommen werden, und nur das 2. zeigt nicht die für *B* normale Zahl 3. Ähnlich lagen die Dinge bei einem Tiere mit 2 Hinterkörpern (*C*). Nach 3 Ablagen von je 2 Eikapseln wurde das 4. Mal nur eine ausgestoßen; das 5 Tage nach der betreffenden Kokonablage getötete Tier barg im Atrium masculinum des einen Copulationsapparats einen ansehnlichen Kokon, ein zweiter, sehr kleiner (sein Durchmesser betrug 160 μ), nur von Dotterzellen erfüllter

lag im Ausführgange des Receptaculum seminis (= Vagina, Uterusgang der Aut.) nahe der Einmündungsstelle dieses Ganges in das Atrium genitale. Im 2. Copulationsapparate hatte die Bildung eines Kokons eben erst begonnen, die Endpartien des Oviducts waren strotzend von Dotterzellen erfüllt, und eine mit Eosin färbbare, homogene, allem Anscheine nach von zerfallenen Dotterzellen herrührende Substanz fand sich im Atrium masculinum. Die Sachlage ist wohl ohne weiteres dahin zu deuten, daß bei der Bildung eines neuen großen Kokons der kleine Partner des unpaaren Kokons vom 4. Gelege aus dem Atrium genitale oder dem A. masculinum infolge der enormen Ausdehnung des letzteren durch den im Entstehen begriffenen in den Ausführgang des Receptaculums gedrängt wurde.

Es scheint mir auch aus dem früher erwähnten Falle hervorzugehen, daß sehr kleine Kokons häufig in den Atrien liegen bleiben; vielleicht ist der Reiz, den sie auf die Wandung der Vorhöfe ausüben, ein zu geringer, um die energischen Kontraktionen der Muskelschicht, die zur Ausstoßung der Kokons im allgemeinen nötig sind, zu veranlassen.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß auch die Kokons des 2. Geleges desselben Tieres von sehr verschiedener Größe waren: der eine maß nur 440 μ, der andere ungefähr das dreifache.

Trotzdem den Tieren Gelegenheit zur Begattung mit normalen Individuen genügend geboten war, bei den mit zwei wohl ausgebildeten Hinterkörpern versehenen auch zwischen diesen eine Copulation nicht in den Bereich der Unmöglichkeit gehörte — so beobachtete ich bei *A* mehrfach ein Aneinanderlegen der ventralen Flächen der Hinterkörper —, die Keimstöcke keine Veränderungen, die als krankhafte gedeutet werden mußten, zeigten und, abgesehen vom III. bei *B* (Textfig. C, III), Verbindungen zwischen den Keimstöcken und Copulationsapparaten bestanden, entschlüpften einem großen Teile der abgelegten Kokons keine Jungen.

Die Individuen *B* und *E* lieferten durchaus taube Kokons; Spermien waren bei ihnen weder in den Oviducten noch in den Receptacula seminis (den sogenannten Uteri) vorhanden, eine Begattung hatte demnach nicht stattgefunden. Bei *B* waren, wie die nach Ablauf der normalen Entwicklungszeit vorgenommene Untersuchung des Inhaltes ergab, die meisten der zahlreichen Kokons prall von Dotterzellen erfüllt, und in einigen derselben fanden sich auch Zellen vor, die mit Rücksicht auf die Größe und Struktur der Kerne als Keimzellen in Anspruch genommen werden durften.

Die Eikapseln von *E* enthielten dagegen nur geringe Mengen einer körnigen, von Fettröpfchen durchsetzter Substanz, deren Abstammung von Dotterzellen nicht zu bezweifeln war.

Die Zahl der in den beiden Kokons eines Paares befindlichen Jungen war in einigen Fällen, wie schon erwähnt wurde, eine übereinstimmende, in anderen eine verschiedene, und zwar ergaben sich derartige Differenzen nicht nur bezüglich der Gelege verschiedener Tiere, sondern auch bei ein und demselben. Ein Beispiel hierfür bietet *C*. Am 8. April legte dieses Tier 2 Eikapseln von nahezu gleicher Größe ab, aus der einen gingen 4, aus der anderen 2 Junge hervor; das nächste Gelege (24. April) bestand aus 2 tauben Kokons von sehr ungleicher Größe, ihm folgte am 30. April ein 3. mit 2 Embryonen in jedem Kokon; am 6. Mai wurde nur 1 Kokon abgelegt, er enthielt 4 Embryonen; über seinen im Gange des Receptaculum seminis zurückgebliebenen Partner ist schon früher gesprochen worden.

Von jenen Individuen, deren Vorderkörper vom Stirnrande bis zur Pharynxinsertion gespalten worden war, blieb nur eines erhalten; da der Pharynx nicht unbedeutend verletzt worden war, wurde er ausgestoßen, es bildeten sich 2 neue Pharyngen, und am Beginne des gemeinsamen Hinterkörpers traten 2 Copulationsapparate in etwas verschiedener Höhe auf, wie schon aus der Lage der Genitalporen (Textfig. E, *F göl*, *gör*) ersichtlich ist. Das Tier *F* legte dreimal je ein Paar ungleich großer Eikapseln ab (1,2:0,9 mm und 0,8:0,7 mm), die aber nur Dotterzellen enthielten. Keimstöcke waren in beiden Vorderkörpern vorhanden, ihre Verbindung mit den Copulationsorganen wird später geschildert werden; fremdes Sperma wurde nicht aufgefunden.

Das nicht seltene Auftreten leerer, nur aus Schalensubstanz bestehender Eikapseln nötigt, die Frage zu erörtern: Woher stammt die Schalensubstanz? Manche Autoren sehen in der Kokonschale ein Produkt jener Drüsen, die in großer Zahl in die Endabschnitte der Oviducte resp. in den unpaaren, gemeinsamen Endteil der beiden Eileiter, den sogenannten Drüsengang, einmünden, andere betrachten dagegen den sogenannten Uterus als die Bildungsstätte des Schalensecretes. „Ich glaube“, sagt Mattiesen[1]), „(mit Ijima und Loman) annehmen zu dürfen, dass der mit Unrecht sog. ‚Uterus‘ stets als reine Schalendrüse functioniert, indem er sein Sekret durch die

1) Mattiesen, l. c., p. 280.

,Vagina' zu den im Geschlechtsatrium angesammelten Dotter- und Eizellen gelangen lässt."

Es kann, scheint mir, aber kaum noch bezweifelt werden, daß der ,Uterus' der Tricladen, sowohl der maricolen als paludicolen, als ein Receptaculum seminis aufzufassen ist. Für die maricolen haben Wilhelmi [1]) und ich [2]) das Vorhandensein von Spermamassen in diesem Organe bei den verschiedensten Formen festgestellt, und bezüglich der paludicolen liegen eine Reihe *Pl. torva, polychroa, gonocephala, alpina, böhmigi* (A. Weiss), *striata* (A. Weiss), *Polyc. nigra* und *Phagocata gracilis* betreffende Mitteilungen vor, in denen die Anwesenheit von Spermatophoren oder Spermaanhäufungen an dieser Stelle konstatiert wird. Daß, wie mehrere Untersucher, Hallez, Woodworth, Chichkoff, Bergendal, Mattiesen, Stoppenbrink, angeben, Ei- und Dotterzellen gelegentlich in diesem Receptaculum seminis anzutreffen sind — Sabussow [3]) fand sogar bei *Pl. angarensis* einmal einen Kokon an dieser Stelle —, kann nicht bestritten werden; auch mir lag einmal ein solcher Fall bei *Pol. nigra* vor, es dürfte sich hierbei jedoch nur um zufällige Vorkommnisse handeln und ich stimme Mattiesen's [4]) Annahme, „dass dieselben [die Dotterzellen] schon vor der Schalenbildung etwa durch heftige Kontraktionen oder anderweitige Störungen unnormaler Weise von der übrigen Masse abgesondert und aus dem Geschlechtsatrium in die Schalendrüse hineingelangt sind", vollkommen bei.

Die Anschauung Mattiesen's, daß der ,Uterus' eine Schalendrüse ist, kann ich nach dem Gesagten nicht teilen, und ebensowenig beteiligen sich nach meinen Untersuchungen die in die Oviducte einmündenden Drüsen an der Bildung der Kokonhülle; ich glaube vielmehr, daß auch bei den Tricladen die Dotterzellen den Hauptanteil an der Schalenbildung haben, wie solches von Henneguy, Goldschmidt und v. Hofsten [5]) für die Trematoden und rhabdocölen Turbellarien nachgewiesen wurde. Die in den Dotterstöcken befindlichen Dotterzellen enthalten zahlreiche Körnchen, die sich bei

---

1) Wilhelmi, l. c., p. 257.
2) Böhmig, 3, p. 465.
3) Zitiert nach A. Korotneff, Die Planarien des Baikal-Sees (Tricladen) systematisch, anatomisch und geographisch bearbeitet, in: Wiss. Ergebn. einer zool. Exped. nach dem Baikalsee unter Leitung des Prof. A. Korotneff in den Jahren 1900—1902, Lief. 5, Kiew u. Berlin 1902.
4) Mattiesen, l. c., p. 280.
5) v. Hoffsten, 5.

Behandlung mit Hämatoxylin-Eosin teils rot, teils gelb färben; das Mengenverhältnis ist ein verschiedenes, bald überwiegen die einen, bald die anderen. In den Kokons zeigen die Dotterzellen dagegen eine intensiv rote Färbung, die gelben Körnchen sind aus ihnen verschwunden, sie sind allem Anscheine nach zu den unregelmäßig geformten oder rundlichen Schollen zusammengeflossen, die sich in mehr oder weniger großer Zahl zwischen den Zellen vorfinden. Die Kokonschale zeigt den gleichen Farbton wie die Schollen, und ich habe auch ab und zu Stellen gefunden, die einen deutlichen Aufbau der Schale aus solchen Schollen und Körnern erkennen ließen. Mit Rücksicht auf diese Befunde kann wohl nicht daran gezweifelt werden, daß die gelben Körnchen in den Dotterzellen an der Schalenbildung Anteil haben, und es ist nur die Frage, ob sie allein die Schale formen. Der Reichtum normaler Kokons an Dotterzellen mithin auch an Schalenmaterial läßt das Suchen nach einer weiteren Quelle für diese überflüssig erscheinen, Schwierigkeiten bereiten dagegen die leeren Eikapseln, d. h. diejenigen, in denen nur sehr geringe Mengen von Dottersubstanz vorhanden sind. Ich habe nun zweimal im Atrium masculinum Kokons gefunden, deren Schale ein anderes Aussehen zeigte als gewöhnlich. In dem einen Falle ließen sich an der Schale 2 Schichten unterscheiden, von denen die innere, ca. 5,1 μ dicke die typische gelbe Färbung aufwies, während die äußere, deren Durchmesser 1,2—1,4 μ betrug, rot tingiert war; in dem anderen bestand die sehr ungleich starke, 7,6—19 μ messende Schalenwand fast durchaus aus der roten Substanz, und nur ein schmaler Saum auf der Innenseite, der ohne scharfe Grenze in die äußere Partie überging, bot den gelben Farbton. Die Außenfläche war hier teilweise stark vacuolisiert und an jenen Stellen, an denen das Epithel des Atriums noch sein normales Aussehen erkennen ließ, also aus hohen cylindrischen Zellen bestand, mit zotten- und haarartigen Fortsätzen versehen, die auch zwischen die Epithelzellen eindrangen. Woher stammt diese Substanz? Bei einem Tiere, das sich allem Anscheine nach zur Bildung eines Kokons anschickte, waren das Atrium sowie der gegen die Rückenfläche aufsteigende, vor der Einmündung der Oviductdrüsen gelegene Teil des Oviducts von dieser Substanz erfüllt, und alles deutete darauf hin, daß sie aus zerfallenen und zerflossenen Dotterzellen entstanden war.

Aus diesen Befunden glaube ich schließen zu dürfen, daß sich außer den gelben Schollen in den Dotterzellen auch ganze Dotterzellen unter Umständen in mehr oder weniger großer Zahl an der

Schalenbildung beteiligen; nicht unwahrscheinlich ist es fernerhin, daß auch die distalen Teile der Epithelzellen des Atrium masculinum einem Zerfalle unterliegen und Schalenmaterial liefern, während die basalen, den Kern enthaltenden bestehen bleiben und nach Ausstoßung des Kokons die Regeneration der Zellen übernehmen. Eine Beteiligung der sogenannten Schalendrüsen und des „Uterus" an der Schalenbildung halte ich dagegen für ausgeschlossen, da ich keine Beobachtung zu notieren habe, die für eine dieser Auffassungen sprechen würde. Die Bedeutung der Oviductdrüsen ist mir ebenso rätselhaft wie die der muskulösen Drüsenorgane; MATTIESEN [1]) hält es für „recht wahrscheinlich", daß diese Organe die Klebmasse liefern, mit Hilfe deren die Kokons an die Wände der Aquarien oder an Pflanzen angeheftet werden; ich glaube, daß diese Vermutung nicht richtig ist, da die muskulösen Drüsenorgane bei *Polyc. nigra* häufig fehlen und die Kokons trotzdem an die Unterlage angeklebt werden, wie ich in einigen Fällen festzustellen vermochte.

Der Bau der Copulationsapparate.

Die Copulationsapparate von *A* stimmen in ihrem Baue so sehr miteinander überein, daß es genügte, nur von einem ein Gesamtbild zu rekonstruieren (Textfig. B). Ihre Lage zur Medianebene des gemeinsamen Vorderkörpers, die ich als Hauptmedianebene bezeichnen will, ist eine symmetrische, in bezug auf die Medianebene des entsprechenden Hinterkörpers ist eine Verschiebung nach innen, d. h. gegen die Hauptmedianebene, eingetreten. Es bestehen mithin die gleichen Verhältnisse, wie sie STEINMANN [2]) für *Planaria teratophila* STEINM. und *Procerodes* (*Gunda*) *segmentata* (LANG) beschrieben hat; wie dort so muß auch hier ein „Einfluß des Gesamtregeneranten" auf die Lage der Copulationsapparate angenommen werden.

Das Atrium genitale zeigt, wie der Vergleich mit dem Copulationsapparate eines Normaltieres erkennen läßt, die typische Trennung in ein Atrium genitale commune (*agc*) und ein Atrium masculinum, von IJIMA Penisscheide genannt, (*am*); die genannten Teile des Atriums sind durch eine Einschnürung, in deren Bereich die Einmündung des kurzen, gemeinsamen Endabschnittes der beiden Oviducte (*ovdc*) fällt, voneinander abgegrenzt; seitlich davon öffnet sich der Ausführgang des Receptaculum seminis, die Vagina, in das A. genitale com-

---

1) MATTIESEN, l. c., p. 283.
2) STEINMANN, 10, p. 46.

mune. Der in bezug auf die Hauptmedianebene laterale Oviduct (*ovdl*) erstreckt sich kopfwärts bis zu dem entsprechenden Keimstocke und verbindet sich mit diesem, der mediane (*ovdm*) dagegen ist kurz und steht fast senkrecht auf dem ersteren, sein blindes Ende ist ein wenig nach hinten gebogen. In seinem Baue gleicht er vollständig einem typischen Oviducte; er steht mit den in seiner Umgebung befindlichen Dotterstöcken in Kommunikation und nimmt gleich dem lateralen die Ausführgänge eosinophiler Drüsen (sogenannter Schalendrüsen) auf.

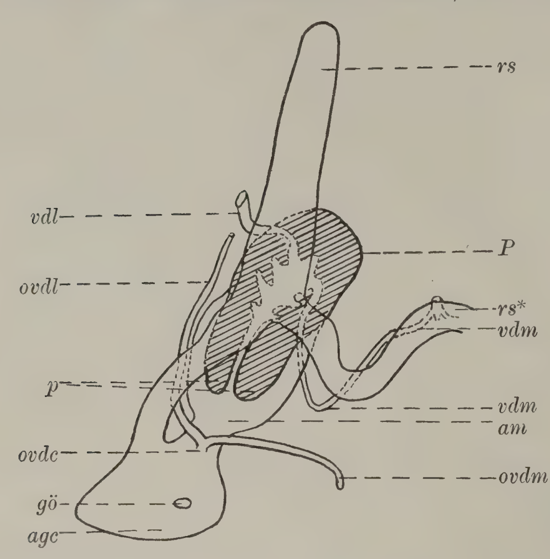


Fig. B. Schema des linken Copulationsapparats von A (Rekonstruktion aus Querschn.). 40:1. *ovdl* lateraler, *ovdm* medialer Oviduct, *rs** querer Ast d. Rec. seminis. *vdm* mediales Vas deferens. Übrige Bezeichnungen s. Tafelerklärung.

Das Receptaculum seminis, der Uterus der Autoren (*rs*), besitzt bei normalen Individuen von *Polycelis nigra* bekanntlich eine H-förmige Gestalt, und es zweigt der Ausführgang von dem queren Teile ab; diese H-Form des genannten Organs treffen wir auch hier an, jedoch mit Anpassungen an die Duplizität der Copulationsorgane. Das Receptaculum selbst ist unpaar, die Verbindung mit den Atrien der beiden Copulationsapparate vermitteln die hinteren Schenkel des Receptaculums; ein der normalen Vagina entsprechender Teil fehlt; in den vorderen Schenkeln sowie im queren Teile besteht das Epithel aus großen, kolbigen, von Secretkörnern erfüllten Zellen, in den beiden hinteren Schenkeln geht dieses Drüsenepithel allmählich in ein Flimmerepithel über, und zugleich erfährt auch die dünne, aus Ring- und Längsfasern bestehende Muscularis des Receptaculums eine bedeutende Verdickung.

Die Penes (*P*) selbst zeigen keine Abweichungen vom normalen Verhalten, nur die Vasa deferentia bedürfen einiger Worte. In

einen jeden Penisbulbus münden 2 Samenleiter, ein lateraler (*vdl*) und ein medialer (*vdm*); die von Sperma erfüllten lateralen stehen mit den Hoden, die bei der vorliegenden Art nicht ganz bis zur Mundöffnung reichen, in Verbindung, die medialen haben dagegen keine Beziehungen zu den Testes. Sie wenden sich, wie aus der Figur ersichtlich ist, zunächst nach hinten, biegen dann nach vorn und vereinigen sich vor der Trennungsstelle der beiden Hinterkörper in der Hauptmedianebene, ventral vom queren Aste des Receptaculum seminis, miteinander unter Bildung einer kleinen, blasigen Erweiterung, von der 2 sehr kleine Divertikelchen, ein ventrales und ein dorsales, ausgehen. Der quere Ast des Receptaculums (*rs**) sowie die medialen Vasa deferentia stellen mithin die Verbindung der im übrigen vollständig voneinander getrennten Copulationsapparate her. Eine größere Bedeutung dürfte nur der ersten dieser Verbindungen zukommen, da infolge dieser Kommunikation Sperma, das in die eine Vagina gelangt ist, auch in den Receptaculumanteil des anderen Copulationsapparats und in den betreffenden Oviduct übergeleitet werden kann. Die Besamung der Keimzellen beider Keimstöcke ist daher durch den Copulationsakt eines Normaltieres mit nur einem der beiden Hinterkörper möglich.

Von den künstlich erzeugten Doppelbildungen kommt äußerlich *C A* am nächsten; die beiden Hinterkörper sind ziemlich gut entwickelt (Textfig. A *C*), und die Genitalporen gleichweit vom Munde entfernt.

Die beiden, in allen Teilen vollständig voneinander getrennten Copulationsapparate zeigen nur in der Form und Lage der Receptacula seminis kleine Abweichungen vom gewöhnlichen Verhalten sowie Anomalien bezüglich der Vasa deferentia; von einer Rekonstruktion derselben konnte mithin abgesehen werden. Die Penes im engeren Sinne, d. h. die gewöhnlich zapfenartig in die Penisscheide oder das Atrium masculinum vorspringenden distalen Teile der Penes (cf. Textfig. B und Textfig. C I, II), sind hier (Fig. 1 Taf. 27) beide in die im Penisbulbus befindlichen Samenblasen (*vs*) umgestülpt; diese Lageveränderung beobachtete ich bei *Polycelis nigra* dann, wenn sich ein Kokon in dem Atrium masculinum vorfand, sie wird durch den Druck, den der in Bildung begriffene Kokon auf den Penis ausübt, bedingt. Das rechte A. masculinum enthielt auch im vorliegenden Falle einen solchen, nicht aber das linke, es ist die Einstülpung auf dieser Seite daher nicht recht verständlich; die Bildung einer Eikapsel ist allerdings allem Anscheine nach auch hier im Gange,

da der Oviduct in seinem Endabschnitte stark erweitert und von Dotterzellen sowie einer homogenen, eosinophilen Substanz, die sich auch im Atrium masculinum vorfindet, erfüllt ist; diese Substanz kann aber kaum ein so muskulöses Organ wie den Penis aus seiner normalen Lage gebracht haben, und es bleibt nur die Annahme übrig, daß nach der letzten Kokonablage, die 5 Tage vor der Tötung des Tieres statthatte, keine Umstülpung erfolgte und der Penis in der Lage verblieb, in die er durch den letzten Kokon gebracht worden war.

Auf der lateralen Seite dieses, des linken, Copulationsorganes bemerkt man ein mit Spermamassen erfülltes Vas deferens (Fig. 1 *vd*), dasselbe steht jedoch mit der Samenblase nicht in Vorbindung, es endet blind in der Muskelmasse des Penisbulbus (*vd**). Als Anlage eines zweiten, medialen, Vas deferens glaube ich ein kleines, etwa 60 μ langes, im Maximum 21,5 μ weites, von platten bis kubischen Zellen ausgekleidetes, in der Figur nicht sichtbares Kanälchen, das mit dem Epithel der Samenblase in Zusammenhang steht, aus der Muskelschicht des Bulbus jedoch nicht heraustritt, deuten zu dürfen.

Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir insofern am rechten Copulationsapparate, als auch hier der Samenleiter nicht mit der Samenblase kommuniziert.

In der Mundregion treten in der rechten Körperhälfte die Durchschnitte zweier voneinander unabhängiger Samenleiter auf, von denen der eine in der Nähe des Markstranges *N* liegt, der andere der Medianebene etwas mehr genähert ist. Der erstere (*vd'*) läßt sich ungefähr bis zu der Stelle verfolgen, an welcher der Oviduct (*ovdr*) gegen die Dorsalseite aufsteigt und sich vom Markstrange, dem er bis jetzt dicht anlag, trennt, dann endet er blind; der zweite (*vd"*) verläuft bis zur genannten Stelle ungefähr parallel mit dem ersten, dann steigt er, sich zugleich etwas kopf- und medianwärts wendend, gegen die Dorsalfläche empor, durchsetzt die Muskelschicht des Penisbulbus an dessen medialer Fläche, berührt das Epithel der Samenblase, mündet aber, soviel ich zu erkennen vermag, nicht in diese ein. Beide Vasa deferentia sind von Sperma erfüllt, da nun aber das zweite (*vd"*) nur bis zur Mundöffnung reicht und durchaus keine Beziehungen zu den Hoden hat, so liegt es nahe anzunehmen, daß es ursprünglich mit *vd'*, das sich weit kopfwärts verfolgen läßt, im Zusammenhang stand und erst späterhin von ihm abgetrennt wurde. Von einem zweiten (lateralen) Vas deferens fehlte hier jede Spur. Jeder der beiden Copulationsapparate steht mit einem (der 2 normal vorhandenen) Oviducte in Verbindung; der

zum linken Apparate gehörige liegt zunächst lateral vom Penis (Fig. 1 *ovdl*), dann wendet er sich dorsalwärts, überquert den Penis, gelangt mithin auf dessen mediale Seite und öffnet sich von hier aus in das Atrium masculinum. Der rechte Oviduct (*ovdr*) unterliegt keiner derartigen Lageverschiebung, er bleibt auf der lateralen Seite des ihm zugeordneten Copulationsapparats; sein Endabschnitt zeigt nur eine s-förmige Biegung; kurz vor der Einmündung in das Atr. masc. steigt er gegen die Rückenfläche empor und biegt dann wieder ventralwärts.

Die Lage des verzerrt H-förmigen, linken Receptaculum seminis ist insofern eine außergewöhnliche, als es der Ventralseite genähert ist, seinem queren Aste ruht der Anfangsteil des Penisbulbus direkt auf. Von den vorderen Schenkeln, die zu beiden Seiten des Penis gelegen sind, ist der linke sehr kurz, der rechte erstreckt sich dagegen bis über die Mundöffnung hinaus nach vorn; der rechte hintere geht unter Umformung seines Epithels und Ausbildung einer kräftigen Muskulatur in den Ausführgang (*val*) über; dieser liegt anfänglich nicht über, sondern neben dem Penis, allmählich erst wendet er sich dorsalwärts und erreicht jene Lage, die er bei normalen Tieren einnimmt. Das rechte, fast vollständig vor dem Penis befindliche Receptaculum besitzt eine unregelmäßig sackförmige Gestalt, sein Ausführgang (*var*) verläuft, wie typisch, über der Mitte des männlichen Copulationsorgans zum Atrium gen. commune. Muskulöse Drüsenorgane fehlen.

Die drei Copulationsapparate, die sich in den drei Hinterkörpern des Tieres *B* (Textfig. A, *B*) entwickelt haben, sind, wie Textfig. C, aus der auch die gegenseitigen Lagebeziehungen ersichtlich werden, zeigt, von recht ungleicher Größe und Ausbildung. Ein fast normales Aussehen bietet der mittlere (I), zugleich der größte. In ihn öffnen sich die beiden, von Spermamassen erfüllten Samenleiter (*vd*), von den Oviducten ist dagegen nur der rechte (*ovdr*) mit ihm verbunden. Der Verlauf des Oviducts, seine Lage zwischen dem Penis (*P*) und dem Ausführgange des Receptaculums (*va*) sowie seine Einmündung in die hinterste Partie des Atrium masculinum entsprechen vollkommen dem typischen Verhalten, und dies gilt auch bezüglich des Baues. Die Gestalt des seiner bedeutenden Ausdehnung wegen nicht eingezeichneten Receptaculums, dessen hintere Schenkel sich weit nach hinten erstrecken und bis in die Gegend der Penes des II. und III. Copulationsapparats ragen, läßt sich auf die bekannte H-Form unschwer zurückführen, zeigt aber mancherlei

Eigentümlichkeiten. Die vorderen, vor allem aber die hinteren Schenkel geben ab und zu Seitenzweige ab, die sich nach kürzerem oder längerem Verlaufe wieder mit den Hauptstämmen vereinigen oder aber blind enden und ihrerseits wieder Divertikel entsenden; hierdurch wird auch bedingt, daß sich die Verzweigungen weit seitlich ausbreiten, so daß auf Querschnitten häufig 3 oder 4 durchschnittene Äste zu sehen sind. Der quere Ast spaltet sich in eine ventrale und dorsale bogenförmige Partie, die zusammen ein unregelmäßiges, etwas schräg liegendes Oval bilden, von dem ein gegen die Bauchfläche gerichtetes Divertikelchen ausgeht. Der Hauptausführgang entspringt an jener Stelle, an der sich der rechte Schenkel mit dem Oval vereinigt; ein zweiter Gang geht aus einem

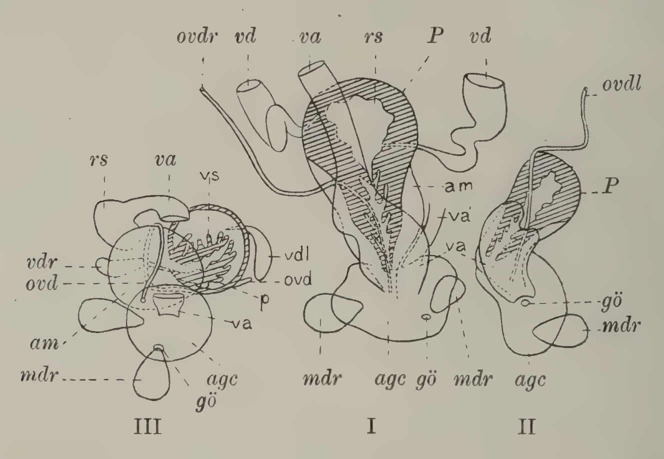


Fig. C.

Schema der 3 Copulationsapparate von *B* (Rekonstruktion aus Querschnitten). 40:1. Bedeutung der Buchstaben s. Tafelerklärung.

Divertikel der linken Seite hervor, er schlägt zunächst die Richtung gegen den zweiten (linken) Copulationsapparat ein, biegt aber alsbald wiederum nach rechts ab und vereinigt sich mit dem Hauptgange kurz vor dessen Einmündung in das Atrium genitale I (Textfig. C, va^1). Ein kleiner dritter Gang, den der Hauptgang bald nach seinem Ursprunge aus dem Receptaculum nach rechts entsendet, endet blind.

Der erheblich kleinere linke Copulationsapparat (II) ist ohne jede Verbindung mit den Samenleitern, ich habe auch keine Anlagen von solchen auffinden können, dagegen mündet in sein Atrium mascu-

linum der wohl ausgebildete Oviduct (*ovdl*) der linken Körperhälfte, dessen Endstück auch hier über dem Penis gelegen ist. Ein etwa $^1/_2$ mm langes, in dorsoventraler Richtung abgeplattetes, dicht unter der Rückenfläche gelegenes, sackförmiges Gebilde (*va*) könnte man als Receptaculum seminis zu deuten geneigt sein; tatsächlich handelt es sich, wie aus der Struktur seiner Wandung hervorgeht, nur um den dem Ausführgange entsprechenden Teil eines solchen, das Receptaculum selbst fehlt.

Das größte Interesse beansprucht der dritte Copulationsapparat (III), der in allen seinen Teilen vollständig ausgebildet ist, obwohl er weder mit den Hoden noch mit den Keimstöcken, sondern nur mit Dotterstöcken in Verbindung steht.

Das Atrium genitale commune (*agc*) sowie das Atrium masculinum (*am*), von denen das letztere vom ersteren in seinem hinteren Drittel überdeckt wird, haben Kugelgestalt, die durch das Vorhandensein eines Kokons in jedem Atrium bedingt wird. Der muskulöse, normal gebaute Penis i. e. S. (*p*) ist infolgedessen in die Samenblase (*vs*) eingestülpt, in die von der Ventralseite her zwei 300 μ, resp. 360 μ lange, 11,4—68 μ weite, blind endende, keulenförmige Gänge (*vdl, vdr*) einmünden; in den engeren, der Samenblase zunächst gelegenen Partien werden sie von kubischen, in den übrigen von überaus platten Zellen ausgekleidet, an die sich eine sehr dünne Muscularis anschließt; die Deutung dieser Kanäle als Vasa deferentia kann nicht zweifelhaft sein.

Nach den Untersuchungen MATTIESEN's[1]) an *Planaria polychroa* entstehen die Samenleiter von der Penishöhle aus in Form zweier Ausstülpungen; CURTIS[2]) gibt dagegen für *Planaria maculata* an, daß sich bei dieser Form die Vasa deferentia unabhängig vom Penis bilden und erst sehr spät zu ihm in Beziehung treten; das Gleiche behauptet auch E. SCHULTZ[3]) für regenerierende Copulationsapparate von *Dendrocoelum lacteum*: „Oviduct und Vasa deferentia erreichen erst spät die Höhlung des Antrum genitale".

Die hier sowie bei *A* gemachten Befunde lassen sich mit den Angaben MATTIESEN's ohne weiteres in Einklang bringen und sprechen für die Entstehung der Vasa deferentia vom Penis aus; Schwierigkeiten ergeben sich hingegen bei *C*, da von den drei vorhandenen

1) MATTIESEN, 7, p. 350.
2) CURTIS, 4, p. 554.
3) E. SCHULTZ, 8, p. 15.

Samenleitern zwei und zwar die mit Sperma erfüllten, wohlentwickelten nicht mit der Samenblase kommunizieren; das Ende des einen erreicht das Samenblasenepithel überhaupt nicht, das des anderen berührt es eben nur.

Meine Untersuchungen an normalen, in der Entwicklung begriffenen Copulationsapparaten von *Polycelis nigra* haben mich zu Resultaten geführt, die sowohl von denen MATTIESEN's als CURTIS' und E. SCHULTZ's abweichen. Jedes Vas deferens bildet sich aus zwei ursprünglich vollständig getrennten Abschnitten; der eine erstreckte sich an den betreffenden Präparaten von den vordersten Hoden bis in die Gegend des Mundes, hier endete er blind; an der gleichen Stelle, nur etwas mehr dorsal, lag das ebenfalls blinde, vordere Ende des zweiten Abschnitts, dessen Verbindung mit dem Copulationsapparate auf diesem Entwicklungsstadium eine nur lose war. Er legte sich in Form eines soliden Zellenstrangs an den noch wenig umfangreichen, jedoch bereits mit einer Höhlung versehenen Penisbulbus eben nur an, und von einer Bildung durch Ausstülpung seitens der Höhlung, der späteren Samenblase, kann wenigstens bei *Polycelis nigra* nicht die Rede sein; die Vereinigung mit dieser vollzieht sich erst später, und es kann sich hierbei nur um eine Einwucherung in die Wand des Penisbulbus handeln. Aus diesen Beobachtungen erklären sich alle die von mir gemachten Befunde leicht; es liegen in jenen Fällen, in denen die Vasa deferentia nicht in Verbindung mit der Samenblase stehen, Hemmungen in der normalen Entwicklung vor; bleibt die Anlage dieses Teiles des Samenleiters in ihrer Entfaltung sehr zurück, so kann sie auch, wie dies bei *C* auf der medialen Seite des linken Copulationsapparats der Fall ist, vollständig in den Penisbulbus eingeschlossen werden, dessen Wachstum auf Anlagerung von Mesenchymzellen, die in großer Zahl und loser Anordnung den Kern der ganzen Anlage umgeben, zurückzuführen ist. Vasa efferentia münden nur in den vorderen Abschnitt des Samenleiters ein, vielleicht ist dessen Entstehung überhaupt an diese gebunden; der hintere Teil geht dagegen, soweit meine Präparate hierüber ein Urteil zulassen, aus den oben erwähnten Mesenchymzellen, also aus denselben Elementen, die den Penisbulbus formen, hervor.

Die Lage des Oviducts (*ovd*) oder richtiger Vitelloducts, da er nur Beziehungen zu den Dotterstöcken, nicht aber zu den Keimstöcken hat, erhellt aus der Figur. Er beginnt links vom Penisbulbus, wendet sich sofort nach rechts und steigt, seine ventrale

Lage aufgebend, schräg nach vorn gerichtet an der rechten Seite des Penis gegen die Rückenfläche empor; am vorderen Rande des Atrium masculinum (*am*) biegt er wiederum nach hinten und verläuft nun zur Verbindungsstelle der beiden Atrien; auf der rückläufigen Strecke nimmt er die Ausführgänge der Oviductdrüsen auf.

Das verhältnismäßig kleine, sackförmige Receptaculum seminis (*rs*) liegt rechts vom Penis; sein Epithel besteht aus großen, vacuolisierten Zellen. Die weite, nur in ihren vorderen und hinteren Teilen gezeichnete Vagina (*va*) bietet keinerlei Besonderheiten.

Das immerhin auffällige Auftreten nur je eines Oviducts in Verbindung mit den 3 Copulationsapparaten, der Mangel selbst rudimentärer Partner hier sowie bei *C* erklärt sich aus der Anordnung der Dotterstöcke und den direkten Beziehungen, die genetisch zwischen diesen und den Oviducten bestehen; beide gehen aus einer gemeinsamen Anlage hervor, abgesehen von jenem über dem Penis befindlichen Teile, dem sogenannten unpaaren Oviducte, der aus einer Ausstülpung des Atriums hervorgeht. BERGENDAL[1]) hat meines Wissens zuerst die Ansicht geäußert, „dass die Dotterstöcke aus dem jungen Oviductstrang hervorknospen“, und der gleichen Ansicht ist, wenn ich ihn recht verstehe, CURTIS[2]); ich[3]) habe mich dieser Auffassung zunächst mit großer Reserve angeschlossen, auf Grund meiner Präparate an *Polycelis nigra* neige ich jetzt mehr als früher der Anschauung BERGENDAL's zu.

Mit muskulösen Drüsenorganen (*mdr*) sind alle drei Copulationsapparate ausgestatet, je zwei münden in die Vorhöfe des mittleren und des rechten, eines gehört dem linken an.

Jeder Copulationsapparat der bisher betrachteten Tiere öffnete sich durch besonderen Genitalporus nach außen, bei den Individuen *D* und *E* (Textfig. A) ist dagegen äußerlich die Duplizität dieser Apparate nicht mehr zu erkennen, da sie nur eine Genitalöffnung besitzen. Außer dieser sind bei *D* nur noch das Receptaculum seminis und das Atrium genitale commune (Fig. 5, 6 *agc*), in das ein muskulöses Drüsenorgan ragt, gemeinsame Bildungen, die Atr. masculina sowie die Vaginae hingegen sind vollkommen voneinander getrennt (Fig. 6, 5, 4 *am. va*); in ein jedes Atr. masculinum mündet

1) BERGENDAL, 1, p. 114, 115.
2) CURTIS, l. c., p. 553.
3) BÖHMIG, 3, p. 463.

in normaler Weise der Oviduct (*ovd*) der betreffenden Seite, und ebenso steht jedes der beiden normal vorhandenen Vasa deferentia mit dem ihm der Lage nach entsprechenden Penis in Verbindung; Anlagen der den beiden Copulationsapparaten fehlenden medialen Samenleiter resp. Oviducte sind nicht zu bemerken. Vom queren Aste des außerordentlich mächtig entwickelten, typisch H-förmigen Receptaculum seminis entspringen 2 Ausführgänge, die dicht nebeneinander in den gemeinsamen Vorhof münden (Fig. 6 *va. va*); der rechte zeigt eine kleine Anomalie, insofern er sich in einiger Entfernung von seiner Ursprungsstelle gabelt, doch vereinigen sich die beiden Äste alsbald wieder. Die beiden männlichen Copulationsorgane sind einander sehr genähert; von ihnen liegt das linke, welches an Größe das rechte nicht unbedeutend übertrifft, fast genau median, das andere ist demnach etwas seitlich verschoben. Die topographischen Beziehungen zu den Oviducten, den Vaginen und den großen Längsnerven ergeben sich ohne weiteres aus den Figg. 2—6. Von den 4 Kokonpaaren, die in der Zeit vom 22. April bis 7. Mai abgelegt wurden, waren das 1. und 3. taub, aus dem 2. gingen 6 (3 + 3) Junge hervor; das 4., nicht näher untersuchte, wurde während der Konservierung ausgestoßen, hieraus erklärt sich die auffallende Weite des Atrium genitale (Fig. 6) und der Geschlechtsöffnung sowie die Einstülpung der Penes in die Samenblasen (Fig. 2, 3). Die eigentümliche Form der Doppelkokons (Textfig. A, e) von *E* ließ vermuten, daß hier auch die Atr. masculina in ihren distalen Partien nicht voneinander geschieden sein dürften; diese Vermutung bestätigte sich, die hinteren Hälften der Penischeiden (Fig. 9 *am. am*) bilden tatsächlich einen gemeinsamen Raum, der mit dem Atrium genitale commune durch einen Porus kommuniziert, und in ihn öffnen sich die Oviducte mittels eines gemeinsamen Endstückes (Fig. 9 *ovd*). Aus dem normal gestalteten Receptaculum seminis entspringen 2 Ausführgänge, und zwar geht der linke (Fig. 7 *val*) aus dem queren Verbindungsgange, der rechte dagegen aus dem rechten hinteren Schenkel des Receptaculums hervor; kurz vor der Verschmelzung der Oviducte vereinigen auch sie sich zu einem unpaaren, über dem Oviduct gelegenen Endstücke (Fig. 8, 9 *va*). Die in den Figg. 7—9 mit va^2 bezeichneten Durchschnitte gehören einem dritten Ausführgange des Receptaculums an, der an der gleichen Stelle vom letzteren ausgeht wie *var*; er öffnet sich selbständig hinter dem Genitalporus und etwas seitlich von diesem nach außen (Textfig. A *E*. va^2). Vollständig unabhängig voneinander sind die

fast gleichgroßen, schräg gestellten, mit ihren Spitzen gegeneinander gerichteten männlichen Copulationsorgane (Fig. 7 *pb*, 8, 9 *p*); ihre bilateralsymmetrische Anordnung erfährt dadurch eine Störung, daß das rechte ein wenig nach rechts verschoben ist, wie aus seiner Lagebeziehung zum rechten Längsnerven (Fig. 7 *N*) zu erkennen ist. Diese an sich nicht bedeutende Verschiebung bedingt aber allem Anscheine nach eine Lageveränderung des rechten Vas deferens (*vdr*), das nicht gleich dem linken (*vdl*), wie zu erwarten wäre, von der lateralen, sondern von der medialen Seite her in den Penisbulbus eindringt; die Anlage eines zweiten (lateralen) Samenleiters, der mit der Samenblase in offener Verbindung steht — seine Einmündungsstelle ist in Fig. 7 (*vdrla*) zu erkennen —, ist bei diesem Penis vorhanden, dem linken fehlt dagegen das Rudiment eines zweiten Vas deferens, welches bei diesem natürlich auf der medialen Seite zu suchen wäre.

Von den beiden wohl entwickelten muskulösen Drüsenorganen liegt das eine an der rechten Seite des Atr. genitale commune, das andere hinter dem letzteren.

Die 7 im Verlaufe eines Monates abgelegten Doppelkokons waren, wie schon früher erwähnt, sämtlich taub, die Kokonschale umschloß bei allen eine nur sehr geringe Menge einer körnigen Substanz.

Die Beeinflussung des Nervensystems, Darmes etc. durch die Spaltung.

Dicht vor jener Stelle, an der bei *A* die Spaltung des Hinterkörpers auftritt, liegt zu beiden Seiten der Hauptmedianebene eine ca. 340 μ breite, 40 μ hohe, in ihren seitlichen Partien 80 μ, in den mittleren 50 μ dicke Platte aus Nervensubstanz (Fig. 10 *Np*). Die seitlichen Teile der Platte bestehen vornehmlich aus Leydig'scher Punktsubstanz mit eingelagerten zelligen Elementen, die mittleren aus parallel angeordneten Verbindungsfasern. Von der vorderen Fläche dieses Ganglions geht ein Nervenpaar aus, das sich kopfwärts wendet und, soviel ich sehen konnte, in eine starke, direkt hinter der Mundöffnung gelegene Commissur, die die beiden großen Längsnerven verbindet, eintritt. Von der hinteren Fläche entspringen jederseits zwei Nerven; die beiden mittleren sind dünn und konnten nur eine kurze Strecke weit verfolgt werden, die seitlichen dagegen (Fig. 10 *Nm*) übertreffen sogar die Markstränge dieser Region, mit denen sie durch Commissuren verknüpft sind, an Mächtigkeit; sie

durchziehen wie diese die Hinterkörper in ganzer Länge und geben, auch hierin mit ihnen übereinstimmend, von Zeit zu Zeit dorsal, ventral und lateral gerichtete Faserzüge ab. Jeder der beiden Hinterkörper wird demnach von zwei Längsnerven (*N* und *Nm*) durchzogen, die sich zueinander genau so verhalten wie die beiden Längsnerven im Vorderkörper, resp. in einem normalen Hinterkörper; es besteht nur bezüglich der Lage insofern eine Abweichung, als die in bezug auf die Hauptmedianebene medialen anfänglich den Körperrändern mehr genähert sind als die lateralen, dann wenden sie sich mehr und mehr seitlich und vereinen sich schließlich mit jenen.

Die beiden hinteren Darmschenkel von *A* verbinden sich in der Höhe der Vereinigungsstelle der beiden medialen Vasa deferentia durch eine Anastomose. Kurz vor dem Beginne der Copulationsapparate spaltet sich jeder Darmschenkel in einen lateralen und medialen Ast, die beiden Äste verschmelzen jedoch hinter den Genitalporen wiederum und durchziehen nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, getrennt die weiteren Partien. Die Dotterstöcke fügen sich in ihrer Anordnung der in jedem Hinterkörper im allgemeinen durchgeführten bilateralen Symmetrie, sie sind demnach zu beiden Seiten der Medianebene fast gleich mächtig entwickelt, und nur im Bereiche der Copulationsapparate treten sie auf der medialen zurück, was sich aus der Verschiebung jener gegen die Hauptmedianebene leicht erklärt.

Ähnliche Befunde wie *A* bietet auch *C*. Ungefähr gleich weit vom Munde und den Genitalporen entfernt, verbindet eine ansehnliche Faserbrücke, die aber in ihren seitlichen Teilen auch Leydigsche Punktsubstanz sowie einen allerdings schwachen Zellenbelag besitzt und hierdurch einen ganglionartigen Charakter erhält, die beiden Markstränge; von ihr gehen 4 symmetrisch angeordnete Nerven aus, 2 sind kopfwärts, 2 schwanzwärts gerichtet. Die ersteren finden ihr Ende in einer vor dem Munde befindlichen Commissur, die letzteren (Fig. 1 *Nm*, *Nm*) erstrecken sich bis gegen die Enden der Hinterkörper, sie repräsentieren in diesen die fehlenden zweiten oder medialen Markstränge und stellen so die bilaterale Symmetrie in ihnen her. Daß sie, soweit es die Spaltung erlaubt, unter sich sowie mit den lateralen Marksträngen und diese wieder mit den beiden vorderen Nerven durch Commissuren verbunden sind, bedarf kaum der Erwähnung.

Die hinteren Darmschenkel unterliegen in gleicher Weise wie bei *A* vor den Copulationsapparaten einer Teilung in je einen

medialen und lateralen Ast; eine Wiedervereinigung der einander zugeordneten Äste findet auch hier, aber weiter hinten statt.

Die in den lateralen Partien wohl entwickelten Dotterstöcke fehlen auf der medialen Seite im rechten Hinterkörper ganz, im linken sind sie auf dieser Seite bedeutend reduziert.

Größere Komplikationen als bei *A* und *C* sind bei *B* mit Rücksicht auf die Dreiteilung des Hinterendes und die Anwesenheit von 3 Copulationsapparaten zu erwarten. Der mittlere und der linke Copulationsapparat liegen in dem von den Marksträngen umgrenzten Gebiete; in diesem tritt ein zunächst unpaarer, in seinen vorderen Partien schwacher, nach hinten allmählich an Stärke zunehmender Längsnerv auf, der ziemlich genau in der Mitte zwischen den beiden Copulationsapparaten verläuft; rostrad reicht er bis zu der hinter dem Munde befindlichen, die Markstränge verbindenden Commissur, caudad läßt er sich als ungeteilter Stamm bis hinter die Geschlechtsöffnungen verfolgen, dann teilt er sich unter einem sehr spitzen Winkel in 2 Äste, die, allmählich divergierend, zu den Spitzen des linken und mittleren Hinterkörpers ziehen; Commissuren verbinden diese Längsnerven unter sich und mit den zugeordneten Marksträngen.

Der rechte Hinterkörper besitzt ein eigenes Nervenzentrum, das ventral vom Atrium genitale und dem lateralen muskulösen Drüsenorgane des Copulationsapparates III gelegen ist. Es hat die Form eines ca. 32 μ dicken und 60 μ breiten Stranges oder Bandes, das am medialen Rande des genannten Vorhofes mit einer kleinen, relativ zellenreichen Anschwellung beginnt (Textfig. D); am Seitenrande des Drüsenorganes geht es ohne scharfe Grenze in einen starken Längsnerven (N^3) über, der bis in die Nähe der Körperspitze verfolgt werden konnte und auf seinem Wege dahin eine Anzahl lateraler Nerven, von denen 3 in der Textfigur abgebildet sind (nl^{1-3}), entsendet. Von den beiden mit N^3 parallel verlaufenden Nerven N^1 und N^2 scheint N^1 2 Wurzeln zu besitzen; die eine zweigt vom Ganglion an der Austrittsstelle von N^2 ab, die andere n^* ist erheblich weiter medial gelegen, ich bin jedoch über die Beziehungen dieses Faserzuges zu N^1 nicht ganz klar geworden. Anfänglich übertrifft N^3 die anderen an Stärke ganz bedeutend, im weiteren Verlaufe gleicht sich der zwischen N^3 und N^2 bestehende Unterschied etwas aus, N^1 verliert sich, so daß nur 1 Paar stärkerer Nerven, die wir den Marksträngen im mittleren und im linken Hinterkörper vergleichen können, vorhanden sind. Komplizierter gestaltet

sich das ganze Bild nun dadurch, daß von den genannten Nerven, besonders von N^2 und N^3, kleinere longitudinale (*nlo*), dorsale (*nd*) und ventrale (*nv*) sowie commissurale (*com*) Faserzüge ausgehen; 3 ziemlich starke Nerven entspringen aus dem verdickten medialen Teile des Ganglions, der eine (*nm*) wendet sich medialwärts, die beiden anderen (nd^1, nd^2) steigen gegen die Rückenfläche empor, und die gleiche Richtung schlägt auch der Nerv nd^3 ein, der den mittleren Ganglionpartien angehört.

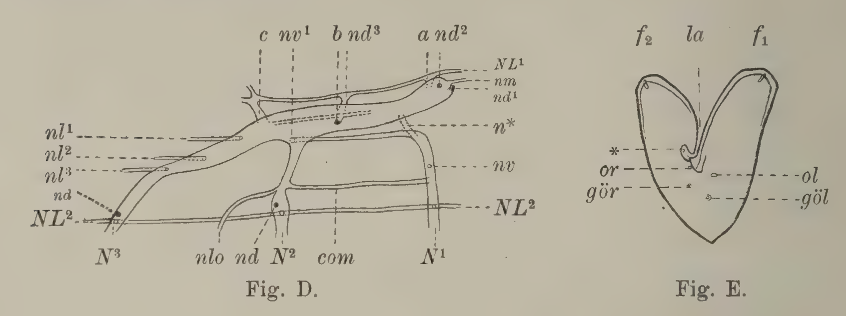


Fig. D.

Fig. E.

Fig. D. Schema der Nervenplatte und der von ihr ausgehenden Nerven an der Basis des rechten Hinterkörpers von *B*. 65 : 1. N^{1-3} Hauptnerven. $NL^{1,2}$ Verbindungsnerven mit dem rechten Markstrange. *nd* dorsale, *nl* laterale, *nlo* longitudinale, *nv* ventrale Nerven. *com* Commissur. *a*, *b*, *c* Faserzüge, die NL^1 mit der Nervenplatte verbinden.

Fig. E. *F*, konserviert, von der ventralen Seite. f_1 linker, f_2 rechter Vorderkörper. *la* ventraler Lappen. * Defekt.

Die Verbindung mit dem rechten Markstrange des Vorderkörpers wird durch die von diesem ausgehenden lateralen Nerven *NL* vermittelt; der eine, NL^1, entsendet 3 in schräger Richtung gegen das Ganglion aufsteigende Faserzüge (*a*, *b*, *c*) direkt zu diesem, während die übrigen, es mögen deren 3 oder 4 sein, so z. B. NL^2, mit den Nerven $N^{1,2,3}$ verknüpft sind. Das ganze Gebiet ist demnach überaus reich mit Nerven versorgt, die zum größten Teil dem eine Neubildung darstellenden Ganglion entstammen.

Durch den linken Copulationsapparat wird der linke Darmschenkel in 2 Äste gespalten, von denen der eine seitlich von dem genannten Copulationsapparat, der andere zwischen diesem und dem mittleren gelegen ist; die gleichen Veränderungen erleidet der rechte Darmschenkel durch das Auftreten des 3. Copulationsapparats; hinter den Genitalporen sind die 4 Äste durch Anastomosen verbunden. Bezüglich der Dotterstöcke sei hervorgehoben, daß die mit dem Oviduct des Copulationsapparats III verbundenen von den

übrigen vollständig getrennt sind und ein nur kleines Gebiet, das nicht wesentlich über den rechten Hinterkörper hinausreicht, umfassen.

Bei *D* und *E* sind weder die Markstränge noch die Darmschenkel durch die Spaltung resp. durch die hierdurch hervorgerufene Bildung zweier Copulationsapparate beeinflußt worden; die frühzeitig eingetretene Verwachsung, die ihren Ausdruck auch in der unpaaren Ausbildung der distalen Teile der Copulationsapparate findet, hat tiefer greifende Veränderungen verhindert.

Die beiden Vorderkörper von *F* (Textfig. E) sind von ungleicher Größe: es steht der rechte (f_2) an Länge und Breite etwas hinter dem linken (f_1) zurück; diese Verschiedenheit ist darauf zurückzuführen, daß der Schnitt nicht genau in die Mediane fiel, sondern nach rechts abwich. An der Verbindungsstelle der Vorderkörper mit dem Hinterkörper hat sich auf der ventralen Seite ein kleiner dreieckiger Lappen (*la*) gebildet; der in der Nähe dieser Stelle am medialen Rande von f_2 zu bemerkende Einschnitt (Textfig. E *) ist wahrscheinlich durch die als Nährmaterial dienenden Tubificiden hervorgerufen worden.

Von den 4 in der Figur dargestellten Öffnungen liegen 2 rechts, 2 links von der Hauptmedianebene; *ol* führt in die 2 Pharyngen umschließende Pharyngealtasche, *or* in einen sackartigen Raum, den ich als zweite, dem rechten Körper zugehörige Pharyngealtasche glaube deuten zu müssen, die beiden hinteren Poren *göl* und *gör* repräsentieren die Genitalporen.

Der linke Vorderkörper zeigt im Bereiche des Gehirns eine noch annähernd bilateralsymmetrische Ausbildung; es macht sich jedoch schon hier eine leichte Verschiebung der rechten Gehirnhälfte gegen die Hauptmedianebene bemerkbar; in der Gegend der Keimstöcke tritt die Störung der bilateralen Symmetrie schon deutlicher hervor, sie prägt sich um so schärfer aus, je mehr wir uns dem gemeinsamen Hinterkörper nähern, der mediale (in bezug auf die Hauptmedianebene) Markstrang und Oviduct rücken mehr und mehr nach rechts. An der Vereinigungsstelle der beiden Vorderkörper tritt der mediale Markstrang von f_1 in den oben erwähnten ventralen Lappen *la* ein und teilt sich hier in zwei fast parallel verlaufende, durch einige Commissuren verbundene Äste, die sich jedoch alsbald wiederum zu einem unpaaren Stamme vereinigen, der sich nach rechts wendet und mit dem medialen Markstrange des rechten Vorderkörpers oder einem Teile desselben zu einem gemeinsamen Stamme verschmilzt. Ähnlich liegen die Dinge, soweit das Zentral-

nervensystem in Betracht kommt, im rechten Vorderkörper, nur erfolgt hier die Verschiebung im entgegengesetzten Sinne, nach links. Ungefähr in der Mitte von f_2 unterliegt der mediale Markstrang einer Spaltung in zwei Stämmchen, die beide caudalwärts ziehen; der der Medianebene (von f_2) zunächst gelegene verbindet sich mit dem medialen Markstamme von f_1; bezüglich des anderen vermag ich dies nicht mit Bestimmtheit zu sagen, da der früher namhaft gemachte Defekt eine weitere Verfolgung unmöglich machte und sein Ende in diesem Gebiete liegen könnte. Im Hinterkörper treffen wir demnach zunächst drei Markstränge (Fig. 11 N^{1-3}) an, von denen jedoch N^1 an Größe allmählich abnimmt und schließlich verschwindet.

Die in ihrem vorderen Drittel f_1, im übrigen dem Hinterkörper zugehörige Pharyngealtasche enthält, wie erwähnt, zwei Schlundköpfe von normalem Bau. Die Insertion des größeren, linken, liegt am vorderen Ende der Tasche, ein wenig nach links verschoben; die des kleineren, rechten, auf der rechten Seite derselben, am Beginne des Hinterkörpers.

Der von mir als zweite Schlundtasche gedeutete, von schlanken cylindrischen und kolbigen Zellen ausgekleidete, ca. 220 μ lange, im Maximum 85 μ breite Raum ist zum Teil vor, zum Teil ventral von dem rechten Copulationsorgan gelegen; er ist nach allen Seiten hin vollständig abgeschlossen und steht weder mit dem rechten Schlundkopfe noch mit dem Darme in Verbindung.

Die Gesamtform des Darmes ist eine H-förmige; jeder der beiden Vorderkörper enthält einen Hauptdarmast, der Hinterkörper deren zwei. Eine weite, mit seitlichen Divertikeln ausgestattete Anastomose verbindet die rechten und linken Darmpartien; sie zweigt direkt vor der Insertion des Pharynx vom vorderen Hauptdarmast von f_1 ab, tritt in den Lappen *la* ein und verbindet sich mit dem Darme von f_2 an jener Stelle, an welcher dieser in den (rechten) Pharynx mündet. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß diese Anastomose auf den vorderen Teil des hinteren rechten Darmschenkels des Normaltieres zurückzuführen ist.

Die Keimstöcke sind beiderseits wohlentwickelt, doch übertreffen diejenigen des linken Vorderkörpers die des rechten an Größe nicht unbedeutend, und weiterhin bleiben da wie dort die medialen in ihren Dimensionen hinter den lateralen zurück; die Dotterstöcke sind in f_2 nur in der Anlage, in Form von kleinen Zellengruppen und Zellensträngen vorhanden, und die in f_1 wohlentwickelten sogenannten Parovarien fehlen f_2 vollständig; die reiche Entfaltung dieser Ge-

bilde und der Dotterstöcke auf der einen Seite, das Nichtvorhandensein der ersteren sowie die sehr geringe Ausbildung der letzteren auf der anderen sprechen, wie mir scheint, von weiteren Gründen ganz abgesehen, für die von BERGENDAL [2]) geäußerte Anschauung, daß die Parovarien „dem Typus der Dotterstöcke“ angehören. Ähnliche Verschiedenheiten bestehen auch bezüglich der Oviducte: in f_1 sind beide Eileiter normal entwickelt; der laterale verbindet sich mit dem linken Copulationsapparat, der mediale hingegen folgt dem Verlaufe des entsprechenden Markstranges, er tritt gleich diesem in den ventralen Lappen, der auch Dotterstöcke und Hoden enthält, ein, teilt sich in 2 Äste, die sich alsdann wieder vereinigen, wendet sich nach rechts und mündet schließlich, nachdem er sich mit dem lateralen Oviduct des rechten Vorderkörpers zu einem gemeinsamen, oberhalb des Penis gelegenen Gange vereinigt hat, in das Atrium masculinum des rechten Copulationsapparats; die Oviducte von f_2 machen einen rudimentären Eindruck, die sie bildenden Zellen sind von geringer Größe; besonders schwierig zu verfolgen ist der mediale, von dem ich nicht zu sagen vermag, wo und wie er endet, der laterale nimmt in der Nähe der Vereinigungsstelle der beiden Vorderkörper das typische Aussehen an.

In den lateralen Hälften von f_1 sowohl als f_2 zählte ich je 21 Hoden, in den medialen ist die Zahl nicht nur geringer, sie beträgt in f_1 16, in f_2 8, sondern es stehen hier die Hoden selbst in bezug auf Größe und Entwicklung bedeutend hinter den erstgenannten zurück. Die medialen Samenleiter vereinigen sich zwischen der Pharyngealtasche und dem rechten Penisbulbus zu einer kleinen gemeinsamen sogenannten falschen Samenblase, hinter dieser wird jedoch ein jedes Vas deferens wieder selbständig und tritt mit dem entsprechenden Copulationsapparat in Verbindung. Die lateralen Samenleiter bieten keinerlei Besonderheiten, sie münden in die ihnen zugeordneten Copulationsorgane in normaler Weise ein. Der f_1 zugehörige Copulationsapparat übertrifft an Größe den von f_2 ganz erheblich, er ist weiter caudalwärts gelegen als dieser und kommt, wie auch Fig. 11 P_1 zeigt, ziemlich genau in die Hauptmedianebene zu liegen; beide Apparate sind, abgesehen von dem Umstande, daß der linke (P_1) nur mit einem Oviduct verbunden ist, vollständig ausgebildet; zu einem jeden gehören ein Receptaculum seminis und 2 muskulöse Drüsenorgane, von denen das eine hinter dem Atrium genitale, das andere rechts von demselben gelegen ist.

1) BERGENDAL, 2, p. 291.

Wie aus dem Mitgeteilten hervorgeht, bestehen zwischen den beiden Vorderkörpern resp. den sich anschließenden, ihnen zugeordneten Partien des gemeinsamen Hinterkörpers Differenzen, die entweder nur in der verschiedenen Größe der Organe bei sonst normaler Ausbildung oder in einer auffälligeren Entwicklungshemmung auf der einen Seite zum Ausdruck kommen. Sie finden meines Erachtens ihre Erklärung in einer minder günstigen Ernährung der rechten Seite und der von vornherein infolge der Schnittführung geringeren Größe dieser Partie.

Der Copulationsapparat, der Pharynx sowie das Gehirn von f_2 erreichen nur etwa $^3/_4$ der Größe der entsprechenden Organe von f_1, der kleinere Vorderkörper besitzt mithin kleinere Organe. Beachtenswert erscheint es mir auch, daß die Öffnungen *gör* und *or* — in letzterer sehe ich, wie schon bemerkt wurde, die eigentliche f_2 zugehörige Mundöffnung — vor *göl* und *ol* gelegen sind; man könnte in diesen Verschiebungen nach vorn, die auch den ganzen Copulationsapparat von f_2 betreffen, etwas Zufälliges sehen, ich glaube jedoch, daß sie in Beziehung zur Gesamtgröße von f_2 stehen. Zwischen Länge und Breite besteht bei *Polycelis nigra* und wohl bei allen Tricladen innerhalb gewisser Grenzen, wie sich aus Messungen ergibt, ein bestimmtes Verhältnis, das schmälere Tier ist bei gleichem Kontraktionszustande kürzer als ein breiteres; da die Geschlechtsöffnung bei *Polycelis nigra* ungefähr am Beginn des letzten Körperviertels gelegen ist, kann die von f_2 nicht in gleicher Höhe mit der von f_1 sich befinden, und dies gilt auch hinsichtlich der Mundöffnungen.

Die ungemein geringe Entwicklung der Dotterstöcke in f_2 führe ich auf eine weniger günstige Ernährung dieser Körperseite zurück. Der Schlundkopf von f_1 hat die normale Lage und dürfte, da er in der Längsachse dieses Vorderkörpers gelegen ist, leichter vorgestreckt werden können als der erheblich kleinere und muskelschwächere von f_2, dessen Insertion seitlich in der Schlundtasche gelegen ist; die aufgenommene Nahrung gelangte, wie sich bei Fütterung des Tieres mit Tubificiden infolge der Rotfärbung des Verdauungsapparats feststellen ließ, zunächst in den vorderen, dann in den hinteren Darmast der linken Seite, erst später und in schwächerem Maße trat sie auf der rechten ein. In wie weit übrigens der rechte Pharynx überhaupt bei der Nahrungsaufnahme in Betracht kommt, ist schwer zu sagen, da die gesamte Nahrung f_2 auch durch die früher erwähnte Anastomose zugeführt werden kann.

Daß es nun gerade die Dotterstöcke sind, die in der Entwicklung

so auffallend zurückbleiben, ist nicht verwunderlich; die Dotterstöcke entfalten sich in der postembryonalen Entwicklung zuletzt, und sie sind es, die, wie von STOPPENBRINK[1]) nachgewiesen wurde, bei hungernden Tieren zuerst der Rückbildung unterliegen. Aus der minder günstigen Ernährung erklärt sich auch wohl die geringe Zahl und Kleinheit der medial gelegenen Hoden, während die lateralen der Anlage nach schon vor der Spaltung vorhanden gewesen sein dürften. Weniger beeinflußt sind die Keimstöcke, die an Volumen hinter dem medialen des linken Vorderkörpers nicht bedeutend zurückstehen, am wenigsten der Darm und vor allem das Nervensystem.

Geringfügiger als hier sind naturgemäß die regenerativen und regulatorischen Vorgänge, die an den Individuen auftreten, denen das Hinterende gespalten wurde, sie betreffen den Copulationsapparat, den Darm sowie das Nervensystem; das größte Interesse beanspruchen die bei *A*, *C* und *B* auftretenden ganglienartigen Bildungen, die bei *A* und *C* den Ausgangspunkt für die neuen (medialen) Längsnerven bilden, bei *B* dagegen das Zentrum für den größten Teil der Nerven darstellen, die sich im rechten Hinterkörper vorfinden.

Ihre Bildung ist von der Größe der Hinterkörper, nicht von dem Vorhandensein mehrerer Copulationsapparate abhängig; es geht dies aus den Befunden an *D* und *E* hervor, bei welchen infolge der weitgehenden Wiedervereinigung der Spalthälften trotz des Vorhandenseins zweier Copulationsapparate keine Veränderung im normalen Verhalten der Markstränge eingetreten ist; auf die verhältnismäßig geringe Größe und Selbständigkeit des mittleren Hinterkörpers von *B* ist, wie ich glaube, auch hier das Fehlen eines besonderen Zentrums für die jedoch vorhandenen medialen Längsnerven zurückzuführen.

Die gleichzeitige oder doch annähernd gleichzeitige Bildung und Ablage mehrerer Kokons, mögen sie sich hinsichtlich ihres Inhaltes übereinstimmend verhalten oder nicht, kann bei der vollständigen Trennung der mit den einzelnen Copulationsapparaten verbundenen Keim- resp. Dotterstöcken — eine Ausnahme hiervon macht nur *F* — allein dadurch erklärt werden, daß durch den Übertritt von Keim- oder Dotterzellen in den einen Oviduct auf reflektorischem Wege auch eine Erregung der betreffenden Organe der anderen Seite stattfindet.

Der wie bei den Keimstöcken so auch allem Anscheine nach bei

---

1) STOPPENBRINK, 11, p. 543.

den Dotterstöcken zeitweilig bestehende verschiedene Reifezustand in den beiden Körperhälften wird den Austritt einer verschieden großen Menge von Dottermaterial zur Folge haben, und hieraus erklären sich die oft bedeutenden Differenzen in der Größe der Eikapseln eines Geleges, z. B. in dem 2. und 4. von *C*.

Die Dimensionen der Kokons sind allerdings auch noch von anderen Faktoren abhängig, und zwar von der Ausdehnung des Dotterstockgebietes, das mit dem betreffenden Copulationsapparate in Verbindung steht — es sei in dieser Hinsicht auf *B* verwiesen —, sowie von der Größe des Atrium masculinum, in dem die Kokonbildung vor sich geht; von diesem letzteren Gesichtspunkte aus lassen sich, wie ich glaube, die konstanten Größenunterschiede der Eikapseln von f_1 (1,2 : 0,88 mm Durchmesser) und f_2 (0,79 : 0,7 mm Durchmesser) verstehen.

Graz, Dezember 1912.

Nachschrift.

Die Abhandlung A. BURR's: „Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süsswassertricladen" (in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Syst., H. 6, 1912) wurde mir erst nach Absendung des Manuskripts der vorliegenden Abhandlung bekannt. Nach BURR nehmen im Gegensatz zu meinen Befunden die Oviductdrüsen an der Bildung der Kokonschale teil.

Literaturverzeichnis.

1. BERGENDAL, F., Studier öfver Turbellarier. II. Om Bygnaden af Uteriporus Bgdl. Jämte andra Bidrag till Trikladernas Anatomi, in: Fysiogr. Sällsk. Lund Handl. (Ny Följd), Vol. 7, 1896.
2. —, Zur Parovariumfrage bei den Tricladen, in: Festskr. LILLJEBORG, Upsala, 1896.
3. BÖHMIG, L., Tricladenstudien. I. Tricladida maricola, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, 1906.
4. CURTIS, W. C., The life history, the normal fission and the reproductive organs of Planaria maculata, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 30, Nr. 7, 1902.
5. v. HOFSTEN, N., Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden, in: Zool. Anz., Vol. 39, 1912.
6. IJIMA, J., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasser-Dendrocoelen (Tricladen), in: Z. wiss. Zool., Vol. 40, 1884.
7. MATTIESEN, E., Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocoelen, ibid., Vol. 77, 1904.
8. SCHULTZ, E., Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Ueber die Regeneration bei Turbellarien, ibid., Vol. 72, 1902.
9. STEINMANN, P., Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 25, 1908.
10. —, Der Einfluss des Ganzen auf die Regeneration der Teile. Studien an Doppelplanarien, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 3, 1910.
11. STOPPENBRINK, F., Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süsswassertricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 79, 1905.
12. WILHELMI, J., Tricladen, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 32, 1909.

Erklärung der Abbildungen.

agc Atrium genitale commune
am Atrium masculinum = Penisscheide
d Darm
do Dotterstock
dr Drüsen
gö Genitalöffnung (*göl*, *gör* linke resp. rechte Genitalöffnung)
l linke Seite
mdr muskulöses Drüsenorgan
N Nerven
Nm mediale Nerven
o Mund (*ol*, *or* linke resp. rechte Mundöffnung)
ovd Oviduct (*ovdl*, *ovdr* linker resp. rechter Oviduct)
ovdc unpaarer Oviduct
ovdd Oviductdrüsen
P männl. Copulationsorgan
p Penis i. e. S.
pb Penisbulbus
r rechte Seite
rs Receptaculum seminis = Uterus d. Autoren
va Vagina = Ausführgang d. Recept. seminis (*val*, *var* linke resp. rechte Vagina)
vd Vas deferens (*vdl*, *vdr* linkes resp. rechtes Vas deferens)
vs Vesicula seminalis

Tafel 27.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes von *C*, in der Höhe der Ves. sem. Seibert, Obj. I, Ok. 1.

Fig. 2—5. Teile von Querschnitten von *D* in der Region der Copulationsapparate. Seibert, Obj. I, Ok. 0.

Tafel 28.

Fig. 6 (siehe Fig. 2—5).

Fig. 7—9. Dasselbe von E. Seibert, Obj. I, Ok. 0; *vdrla* rechtes laterales Vas deferens.

Fig. 10. Querschnitt von *A* in der Höhe der Nervenplatte *Np*. Seibert, Obj. I, Ok. 0.

Fig. 11. Querschnitt durch den Beginn des Hinterkörpers von *F*. Seibert, Obj. I, Ok. 1. Größe auf $^3/_4$ reduziert.





...ig del.

Verlag von Gu...



her in Jena
Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.





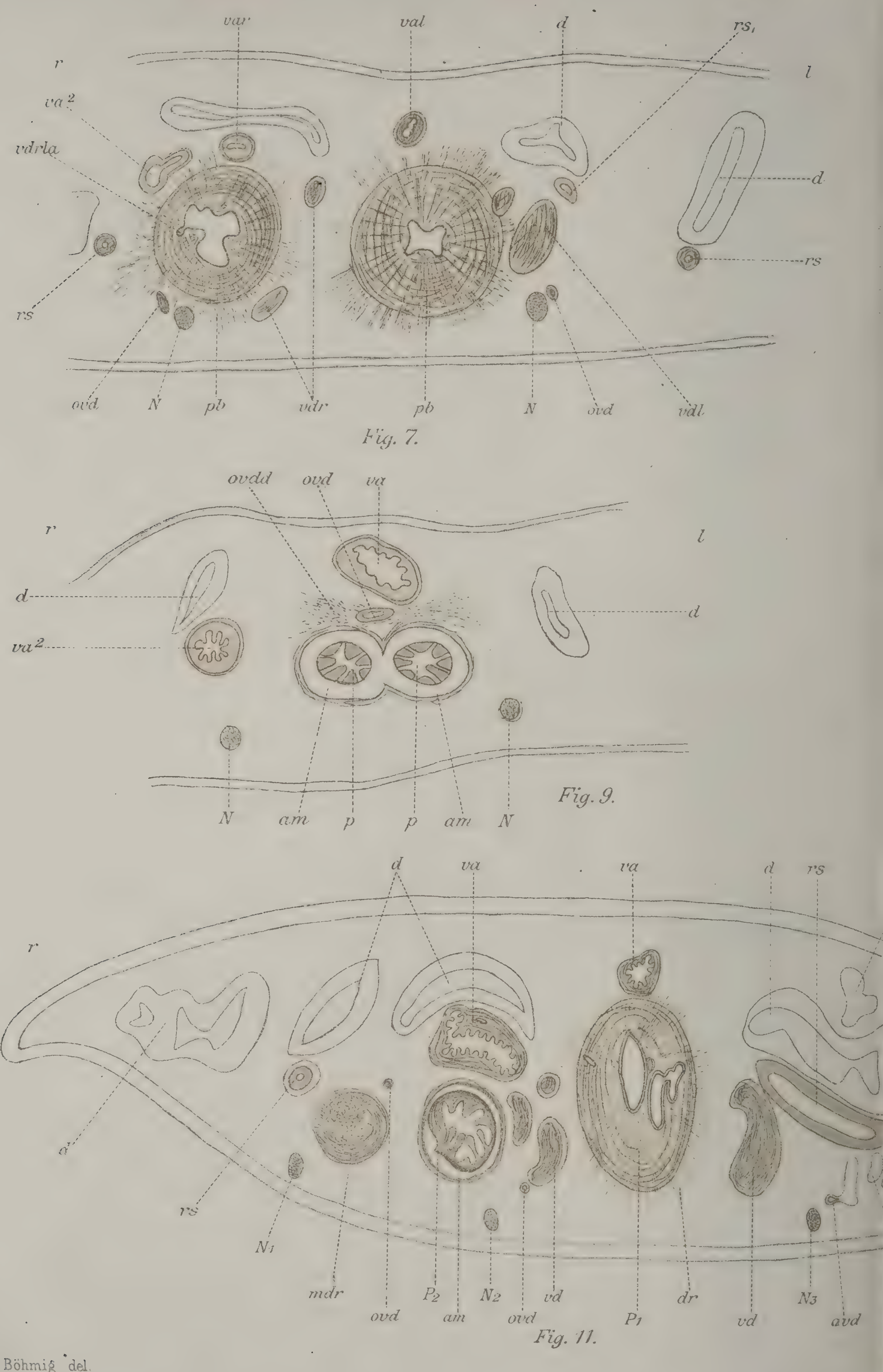


Fig. 7.

Fig. 9.

Fig. 11.

Böhmig del.

Verlag von Gustav



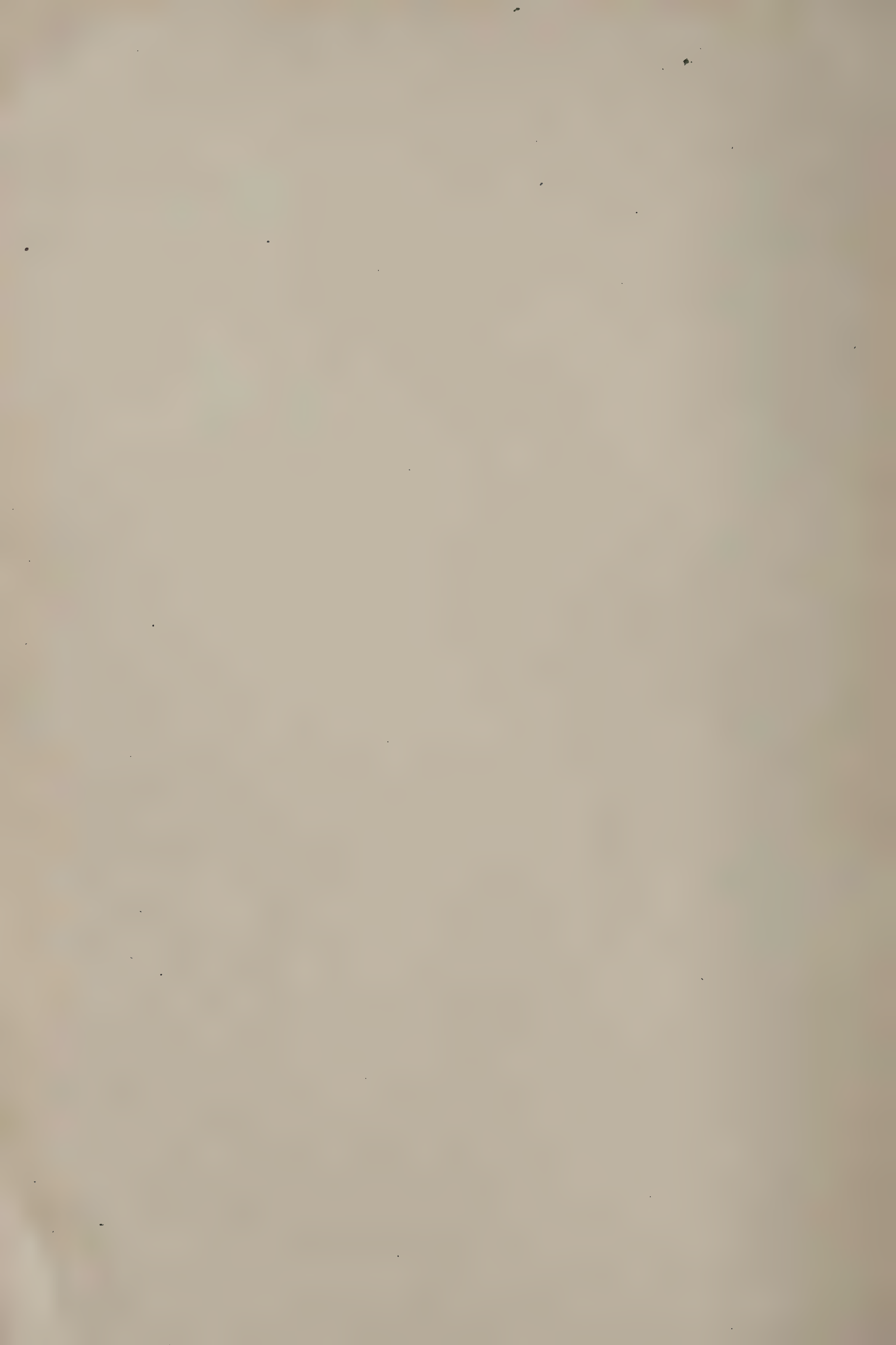
Fig. 8.

Fig. 6.

Fig. 10.

…er in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.





G. Pätz'sche Buchdruckerei Lippert & Co. G. m. b. H.
Naumburg a. d. S.

Arbeiten
aus dem Zoologischen Institut zu Graz.
X. Band. No. 2.

Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparats von Tenebrio molitor L.

Von

Cand. phil. **Theodor Kerschner.**

Sonderabdruck aus „Zoologische Jahrbücher“, herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen. Abt. f. Anat. 36. Band, Heft 3.
Verlag von Gustav Fischer in Jena. 1913.



Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparats von Tenebrio molitor L.

Von

Cand. phil. **Theodor Kerschner.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Graz.)

Mit Tafel 29—32 und 11 Abbildungen im Text.

ZANDER hat in drei Spezialarbeiten nachgewiesen, daß die männlichen Genitalanhänge bei den Hymenopteren [1]), Trichopteren [2]) und Lepidopteren [3]) „morphogenetisch durchaus gleichwertigen Anlagen ihre Entstehung verdanken", und derselbe Autor hat dann in einer folgenden Publikation [4]) die Vermutung ausgesprochen, daß auch bei den übrigen Pterygoten die gleichen Verhältnisse vorliegen dürften.

Es schien mir daher von Interesse zu untersuchen, ob die Entwicklung der männlichen Copulationsorgane bei den Coleopteren sich in gleicher Weise vollzieht wie bei den früher erwähnten.

Bevor ich auf die Arbeit selbst eingehe, möchte ich an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Proff. Hofrat Dr. L. v. GRAFF und Dr. L. BÖHMIG, für das rege Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, herzlichst danken. Insbesondere

---

1) ZANDER (59).
2) ZANDER (60).
3) ZANDER (61).
4) ZANDER (62), p. 4.

aber bin ich Herrn Prof. Dr. L. BÖHMIG für die vielen, wertvollen Ratschläge zu stetem Danke verpflichtet.

Obwohl eine große Anzahl von Autoren sich vom vergleichend morphologischen Standpunkte aus mit dem männlichen Copulationsapparate der Coleopteren beschäftigt hat und die ungeheure Formenmannigfaltigkeit dieses Apparats dazu führte, in ihm ein gutes Unterscheidungsmerkmal der Arten zu sehen, so konnte trotzdem bisher für die Käfer die Ermittlung eines einheitlichen Bauplanes nur in die Wege geleitet werden. Die sichere Homologisierung der so verschieden gestalteten Stücke erscheint nur bei einzelnen Familien verläßlich durchgeführt, und ebenso schwierig war es natürlich, die Copulationsapparate der Coleopteren mit denen der früher erwähnten Gruppen zu vergleichen.

Wie zahlreiche Autoren feststellen, weisen im allgemeinen die männlichen Copulationsapparate der Käfer innerhalb der meisten Familien eine auffallende Übereinstimmung im Bauplane auf, dagegen ergeben sich sehr wesentliche Differenzen bei den Vertretern verschiedener Familien (vgl. z. B. Lamellicornia und *Scolytidae*).

„Das Studium des männlichen Geschlechtsapparates", sagt ZANDER [1]) in bezug auf die Lepidopteren, „offenbart uns eine geradezu verwirrende Formenmannigfaltigkeit. Nichtsdestoweniger gelingt es bei sorgfältiger Analyse leicht, einen sämtlichen untersuchten Lepidopteren gemeinsamen Bauplan des abdominalen Hautskelettes und der Geschlechtsanhänge festzustellen, . . ." In bezug auf die Käfer, bei denen die Formenmannigfaltigkeit eine viel größere ist (vgl. z. B. *Carabidae* und *Scolytidae*), glaube ich, daß die Feststellung der Entwicklung des Copulationsapparats für eine größere Anzahl von Formen notwendig sein wird, um die verschiedenen Stücke zu homologisieren und einen Einblick in den allen Käfern gemeinsamen Bauplan zu erlangen, dies um so mehr, als SCHRÖDER [2]), meines Wissens der Einzige, der sich mit der Entwicklung des Begattungsapparats der Käfer beschäftigt hat, bei den Scolytiden in wichtigen Punkten zu anderen Auffassungen gekommen ist als ich.

Erschwert wird vorderhand der Vergleich auch dadurch, daß die verschiedenen Autoren die einzelnen in Betracht kommenden Teile sehr verschieden deuten und es sich auf Grund der vorliegenden Untersuchungen vielfach nicht sagen läßt, ob ein be-

1) ZANDER (61), p. 558.
2) SCHRÖDER (44), (45).

Berlese, A.	2[1])	*Oryctes nasicornis*	epifallo	ipofallo	organo copulatore
	2	*Dytiscus*		perifallo	ipofallo + organo copulatore
	2	*Hydrophilus*	ipofallo	ipofallo	organo copulatore
	2	*Lucanus cervus*	10. Sternit (abd.)	ipofallo	organo copulatore + flagello
Boas, J. E. V.	3	*Melolontha*	plaque basale	pince	pedoncule de la verge | vésicule de la verge
Bordas, L.	4	*Nebria cursor*	étui penial	valves	penis
	4	*Ophonus ruficornis*	partie antérieure de l'armure	lamelles foliacées	gaîne du penis
	4	*Platynus assimilis*		lamelles latérales	penis
	4	*Broscus cephalotes*		valves latérales	tube penial
Escherich, K.	9	*Lytta*	pars basalis (Basalstück)	Parameren	Penis
Kolbe, H. J.	28	*Hydrophilus*	valvae (äußere Klappen)	valvulae (innere Klappen)	Penis (Rute)
Kraatz, G.	31	*Cetonidae*		Penis: 2 valvulae laterales (Klappen) — bivalvulär +	valvulae dorsales — trivalvulär
Lindemann, C.	33	*Scolytidae*	Stengel[2])	Gabel	1. Körper, 2. Füßchen, 3. Endplatten, 4. Anker, 5. Seitenplatten
Ormancey	36	*Scarabaeidae*	Pedoncule | canal	valves	
	36	*Dytiscus*		valves	armure
Peytoureau, S. A.	39	*Hydrophilus*	9. Sternit (abdom.)	valves	Penis
	39	*Melolontha*	region antérieure du penis	region postérieure du penis	
Schwarz, O.	46			Klappen	Penis
Verhoeff, C.	47	*Blaps autumnalis*	pars basalis	Parameren	Penis
	47	*Lucanus cervus*	pars basalis	Parameren	Flagellum
	47	*Hydrophilus*	pars basalis (Basalplatte)	Parameren	Penis
	47	*Scarabaeidae*	pars basalis prima | pars basalis secunda	Parameren	
	55	*Scolytidae*	Spiculum gastrale[2])	Gabel (Paramerenrest)	1. Penis, 2. Femora, 3. Endplatten, 4. Ankergestell, 5. Teile des Ankergestells
Kerschner, Th.		*Tenebrio molitor* L.	Cardo	Valven	Penis

[1]) Nummern der Arbeit im Literaturverzeichnis.
[2]) Ob dieses Stück dem Cardo oder einem Segment zuzurechnen ist, muß dahingestellt bleiben.

stimmtes Stück auf die Differenzierung eines Segments oder der Primitivzapfen zurückzuführen ist. In Zusammenhang hiermit steht auch, daß die Benennung der einzelnen Stücke, je nach der Auffassung der Autoren, eine sehr verschiedene ist, wie aus der beigefügten Tabelle (S. 339) ersichtlich wird.

Meine Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Ontogenese des männlichen Copulationsapparats bei *Tenebrio molitor* L., der deshalb als Untersuchungsobjekt gewählt wurde, weil sich von ihm stets genügendes Untersuchungsmaterial beschaffen läßt.

Beim Anfertigen von Schnittserien bereitete mir anfänglich die Härte des Chitins, nicht nur des ausgebildeten Käfers, sondern auch der Larven- und Puppenstadien, nicht geringe Schwierigkeiten.

Als beste Fixierungsmethoden erwiesen sich solche mit dem HENNINGS'schen Gemisch [1]):

Salpetersäure, konz.	16 Teile
Chromsäure, 0,5%	16 „
Sublimat, gesättigte Lösg. in 60%igem Alk.	24 „
Pikrinsäure, gesättigte wässrg. Lösg.	12 „
Alkohol absolut.	42 „

Trotzdem ergaben sich auch bei diesem Verfahren einige Schwierigkeiten; störend war vor allen Dingen das Verbleiben von Luft in den Tracheen und hier und da auftretende Schrumpfungen.

Ich umging diese Nachteile dadurch, daß die Tiere, nachdem sie in Chloroformdämpfen betäubt worden waren, in destilliertes, auf 60°—70° C erwärmtes Wasser geworfen wurden, in dem sie so lange verblieben, bis sie untersanken.[2])

Zur Fixierung wurde heiße Sublimatlösung, der einige Tropfen Eisessig zugesetzt worden waren, verwendet. Nach 24stündigem Verweilen übertrug ich die Objekte in kaltes HENNINGS'sches Gemisch, worin junge Larven und frischgehäutete Individuen 24, Tiere mit dickem, erhärtetem Chitin 48 Stunden verblieben.

Die Objekte wurden allmählich in steigendem Alkohol entwässert; aus dem absoluten Alkohol, in dem sie 24 Stunden verweilen müssen, wurden sie zunächst auf 24 Stunden in Cedernholzöl und dann auf 12—24 Stunden in Xylol übertragen; von hier kamen sie auf 24—48 Stunden in Paraffin. Notwendig ist es, die Tiere

---

1) in: Ztschr. wiss. Mikr., Vol. 17, 1900, p. 326.
2) ZANDER (59), p. 471.

vor Einlegen in den absoluten Alkohol an der Grenze von Thorax und Abdomen zu durchschneiden.

Bei derartig vorbereiteten Objekten war es möglich, Schnittserien von 5—7,5 μ herzustellen, eventuell unter Anwendung von Mastixkollodium.

Aufgeklebt wurde mit Eiweißglycerin. Ein Aufdrücken der Schnitte auf dem Objektträger mit dem Pinsel erschien vorteilhaft.

Um ein Loslösen der Schnitte beim Färben zu verhindern, wurden diese überdies nach Hesse's [1]) Vorschrift mit Photoxylinlösung überzogen.

Außerdem verwendete ich noch nach Böhm's [2]) Angaben für Lepidopteren Hennings' Gemisch mit der doppelten Menge Salpetersäure; die Resultate waren weniger günstig wegen der Chromatin zerstörenden Wirkung.

Die von K. Geyer [3]) empfohlene Methode erwies sich weniger vorteilhaft; desgleichen auch die von Hamann [4]) und Krüger [4]) angegebenen.

Gefärbt wurden die Schnittserien mit Ehrlich's Hämatoxylin und 0,1$^0/_0$ igem Eosin.

Von besonderem Vorteil war es für mich, daß eine Arbeit von Saling [5]) über die Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor* vorlag, wodurch die Unterscheidung der männlichen und weiblichen Larven sehr erleichtert wurde. Äußerlich vermag man an der Larve allerdings das Geschlecht nicht festzustellen; es ist hierzu die Untersuchung der Gonaden notwendig. Nach Saling [6]) „tritt die Geschlechtsdifferenzierung am Ende der embryonalen Periode auf“, und zwar bilden sich [7]) „beim Hoden“ „sechs Divertikel, am Ovar zwölf in Übereinstimmung mit der in der Imago vorhandenen Zahl der Hodenbläschen bezw. Eiröhren“. Die Anzahl der Hodenbläschen bleibt, wie ich bestätigen kann, in allen postembryonalen Stadien gleich und beträgt 6.

Die Larve besteht aus Kopf und 13 Körpersegmenten, 3 thoracalen mit je einem Beinpaare und 10 abdominalen.

---

1) in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, p. 349.
2) in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 19.
3) in: Zool. Anz., Vol. 39, 1912, p. 376.
4) s. A. B. Lee-P. Mayer, Grundzüge d. mikroskp. Technik, 3. Aufl., p. 426.
5) Saling (42).
6) Saling (42), p. 276. 7) Saling (42), p. 278.

SALING [1]) nimmt dagegen nur 12 an, denn er sagt: „Der Mehlwurm gliedert sich in Caput, drei Thoracal- und neun Abdominalsegmente“; „das letzte Abdominalsegment läuft in zwei feine Chitinspitzen aus. . .“ Er hat allem Anschein nach das letzte, d. h. 10. abdominale Segment (Textfig. A *XIII*) dem 9. (Textfig. A *XII*) zugerechnet.

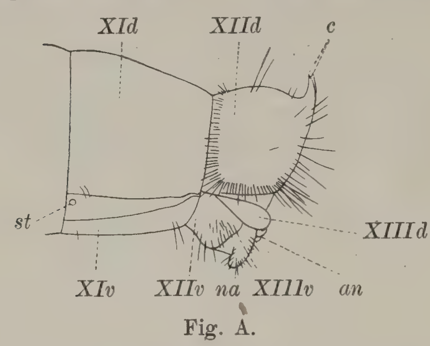


Fig. A.
Die letzten Segmente einer ausgewachsenen Larve. 10 : 1.

Die beiden angeführten Chitinzähnchen (Textfig. A *c*) am 12. Körpertergit (9. Abdtg.) nennt BERLESE [2]) Corniculi.

Während das 13. Tergit (*XIIId*) schuppenförmig den After überdacht, besitzt das 13. Sternit (*XIII v*) 2 deutlich sichtbare, ungegliederte, wurstförmige Nachschieber (Textfig. A *na*), die mit Muskeln ausgestattet sind.

Im Anschluß an VERHOEFF [3]) und ESCHERICH [4]) habe ich bei der Larve, Puppe und Imago Formeln für die Segmentierung angewendet, in denen die Bezeichnungen für nicht regelmäßig entwickelte Segmente in ( ) Klammern gesetzt sind, während die für stark rückgebildete in Rechtecke □ eingeschlossen werden. In der Numerierung der Segmente folge ich im allgemeinen ZANDER; die Tergite erhalten die Bezeichnung D, die Sternite V. Da die thoracalen Segmente nicht weiter hier behandelt werden, sondern nur die abdominalen, so beginnen die Formeln mit D_4 und V_4. Dementsprechend würde die Segmentierung bei der Larve nebenstehende Formel zu erhalten haben (vgl. auch Textfig. A).

$$\frac{D_4 D_5 \ldots\ldots D_{11}(D_{12})(D_{13})}{V_4 V_5 \ldots\ldots V_{11}(V_{12})(V_{13})}$$

Auf Grund der Untersuchungen ZANDER's bei Hymenopteren [5]), Trichopteren [6]) und Lepidopteren [7]) war es naheliegend, zu vermuten,

1) SALING (42), p. 240.
2) BERLESE (2), p. 334, fig. 405.
3) VERHOEFF (47).
4) ESCHERICH (9).
5) ZANDER (59).
6) ZANDER (60).
7) ZANDER (61).

daß auch bei den Coleopteren die Bildung der Geschlechtsanhänge am 12. Körper- resp. 9. Abdominalsternit erfolgen werde.

Äußerlich betrachtet, konnte aber bei *Tenebrio molitor* ebensowenig wie bei den Trichopteren und Lepidopteren an den letzten Sterniten eine Anlage wahrgenommen werden, die auf den Copulationsapparat hätte bezogen werden können.

Auf Schnittserien durch 3,5 mm lange Larven, die eben die Eihüllen verlassen hatten, ließ sich aber nahe dem hinteren Rande des 12. Sternits eine kleine, 10 μ breite, schlauchförmige Einstülpung erkennen, wie für eine 20 mm lange Larve in Textfig. B (*gtö*) dargestellt ist. Dem blinden proximalen Ende dieser Tasche (Fig. 1 *epgt*) liegt seitlich ein Paar symmetrisch angeordneter, kolbenförmiger Gebilde (Fig. 1 *adr*) an; diese Kölbchen springen jedoch keineswegs in die Tasche vor, von deren Epithel sie durch die Basalmembran getrennt sind. Die Tasche selbst ist die Anlage der Genitaltasche; aus den Kölbchen entwickeln sich die in den Textfig. E u. F (*adr*) dargestellten mächtigen Anhangsdrüsen des Copulationsorgans; die Frage, ob diese Drüsen ecto- oder mesodermaler Herkunft sind, muß ich offen lassen, doch neige ich der letzten Ansicht zu, da sie die verdickten Enden der Vasa deferentia (Fig. 1 *vd*) bilden. Michaelis [1]) vertritt jedoch für *Apis* den Standpunkt, daß die Anhangsdrüsen ectodermaler Herkunft seien, indem er sagt: „Die vordere Wand der Genitaltasche stößt an zwei kurze, hohle Epithelschläuche, die schräg divergierend in die Leibeshöhle einragen und die Anlage der Vasa deferentia darstellen, die sich schon früher vom Ektoderm der Larvenhaut abgeschnürt haben.“ Derselben Auffassung ist auch Zander [2]) für

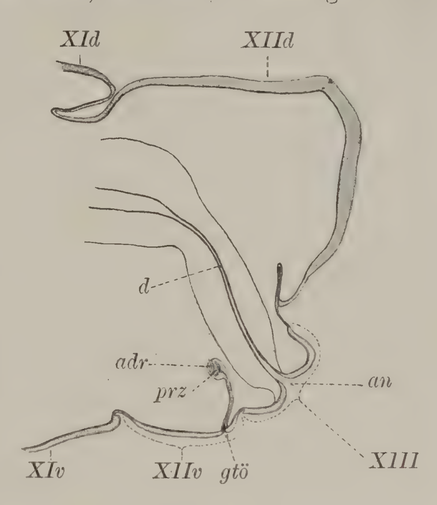


Fig. B.
Sagittalschnitt durch eine 20 mm lange Larve. 26 : 1.

---

1) Michaelis (34), p. 446.
2) Zander (59), p. 472.

Vespa germanica auf Grund folgender Ausführungen: „Die beiden Vasa deferentia, die schon früher als kleine Blindschläuche an der Epidermis entstanden sind und sich von ihr abgeschnürt haben, liegen als zwei blind geschlossene, kurze Epithelsäcke nahe der medialen Basis der Primitivzapfen, . . .“

In den folgenden Stadien sind keine wesentlichen Veränderungen wahrzunehmen.

Mit dem fortschreitenden Wachstum der Larve nehmen die Anhangsdrüsen und die Genitaltasche an Größe zu; infolge Auseinanderweichens der Zellen macht sich zugleich in den ersteren eine Aushöhlung bemerkbar (Fig. 2 *adr*), und das bis jetzt sehr enge Lumen der Tasche erweitert sich.

Eine sehr wichtige Veränderung macht sich an ca. 20—24 mm langen Larven bemerklich, insofern am Boden der Genitaltasche zwei, den Kölbchen anliegende, von diesen durch die Basalmembran scharf geschiedene Zäpfchen auftreten, deren Bildung auf eine lebhafte Vermehrung der Epithelzellen der Tasche zurückzuführen ist. Die Zellen der Zapfen sind cylindrisch und außerordentlich schmal, sie unterscheiden sich hierdurch in etwas von denjenigen der Tasche; an ihrer freien Fläche bemerken wir eine relativ dicke, helle Cuticula, die sich in Entwicklung befindet.

Die beiden Zapfen (Fig. 3, 4 *pz*) sind die Primitivzapfen nach ZANDER[1]), aus denen sich im wesentlichen der ganze Copulationsapparat entwickelt. Ein markanteres Hervortreten der Primitivzäpfchen wird bedingt durch die sich vergrößernden und gegen die Tasche vorwölbenden Anhangsdrüsen (Fig. 4 *adr*).

Mit der letzten Häutung vor der Verpuppung ist die erste Entwicklungsperiode, charakterisiert durch die Anlage der beiden Primitivzapfen, abgeschlossen; ihre Länge beträgt in diesem Stadium ca. 45 μ.

Die zweite und dritte Entwicklungsperiode sind von kurzer Dauer; eine jede umfaßt ungefähr 14 Tage. Der Beginn der zweiten ist mit der letzten larvalen Häutung gegeben. Der der dritten wird angezeigt durch das Auftreten einer äußerst geringen Beweglichkeit und Aufhören der Nahrungsaufnahme. In den ersten 14 Tagen fressen die Tiere noch, jedoch immer seltener; in der zweiten Hälfte der Zeit ist die Aufnahme von Nahrung fast vollständig sistiert. Das Tier befindet sich dann in einer Art Ruhe-

1) ZANDER (59), p. 472; (60), p. 226; (61), p. 581.

stadium und reagiert auf leichte Berührungen nur wenig durch Zucken. Zu dieser Zeit tritt auch eine Verkürzung der Larven ein, da sich die Segmente fernrohrartig etwas ineinander schieben; das vordem lebhaft braun gefärbte Chitin nimmt eine mehr graubraune Färbung an und hebt sich von dem Epithel, an den letzten Sterniten beginnend, allmählich ab.[1])

In der zweiten Entwicklungsperiode nehmen die Primitivzapfen (Fig. 7, 8 *prz*) an Größe (135 μ) ganz außerordentlich zu, und zugleich macht sich eine auffallende, gewebliche Differenzierung in ihnen bemerkbar (Fig. 7, 8). Es lassen sich an ihnen 2 Schichten unterscheiden, eine periphere und eine zentrale (Fig. 7, 8 *ep*, *m*). Die erstere ist hervorgegangen aus dem Epithel der Primitivzapfen, das sich nun insoweit verändert hat, als die Zahl der Zellkernschichten, die vordem 2—3 betrug, eine Vermehrung erfährt (3—5), und zugleich nehmen auch die Zellen selbst an Größe zu. Hierbei ist zu beachten, daß die Dicke der Epithelschichte nicht an allen Stellen die gleiche ist, wie auch aus Fig. 7 hervorgeht. An den ventralen Partien beträgt sie bis 38 μ, in den medialen und dorsalen Partien hingegen 20—25 μ. Die innere Schichte (Fig. 7, 8 *m*) besteht aus spindelförmigen und verästelten, in unregelmäßigen Strängen und Gruppen angeordneten Zellen, zwischen denen sich größere und kleinere, von einer körnigen Masse erfüllte Lückenräume vorfinden. Diese Zellen entstammen, wenn nicht ausschließlich, so doch weitaus zum größten Teile jenem Zellenmaterial, das die Wandung der Anhangsdrüsen bildet. Fig. 9 gibt einen Schnitt durch ein etwas früheres Stadium als das in den Figg. 7 und 8 gezeichnete wieder. Man erkennt hier deutlich, wie eine Auflockerung der Zellen der Anhangsdrüsen und eine Veränderung ihrer Gestalt stattfindet (Fig. 9 *m*). Es ist möglich, wie angedeutet, daß auch aus dem Epithel der Primitivzapfen einzelne Zellen auswandern und sich an der Bildung der zentralen Masse beteiligen; jedenfalls ist das aber nur ein seltenes Vorkommen. Eine Folge dieser Zellenwucherungen ist auch die auffallende Größenzunahme der Primitivzapfen.

Zu gleicher Zeit erfolgt auch die Anlage des Ductus ejaculatorius, und zwar entsteht dieser dadurch, daß das blinde, spaltförmige Ende kopfwärts auswächst (Fig. 5—7 *de*). Es beteiligen sich hierbei speziell die dorsalen Partien der Tasche, und weiterhin

---

1) Saling (42), p. 240.

kommen für die Bildung des Bodens des Ductus ejaculatorius auch die hinteren, ventralen, sich miteinander vereinigenden Teile der Primitivzapfen in Betracht; die ventralen Partien der Genitaltasche haben dagegen keinen Anteil an der Bildung des Ausspritzungskanals. Hierdurch wird auch die Bildung jenes breiten, aber kurzen Blindsackes erklärt, der in Fig. 6 (*vgt*) unterhalb des Ductus ejaculatorius noch als ein Rest der Genitaltasche entgegentritt. Die Eingangsöffnung des Ductus wird mithin, wie man sich auch ausdrücken könnte, nur in ihrem dorsalen Teile von dem eigentlichen Genitaltaschenepithel geformt, während die seitlichen und ventralen Anteile von dem Epithel der Primitivzapfen gebildet werden.

Infolge des sehr intensiven Wachstums des Ductus ejaculatorius werden die Anhangsdrüsen aus ihrer ursprünglichen Lage gedrängt und gegen den Kopf hin verschoben.

Die Länge der Genitaltasche hat gegen das frühere in Fig. 4 abgebildete Entwicklungsstadium wenig zugenommen. Dort betrug ihre Länge 382 μ, jetzt ist sie 405 μ lang. Dagegen ist infolge der bedeutenden Größenzunahme der Zapfen die Tasche besonders in ihrem proximalen Teile stark erweitert, so daß sie jetzt eine birnförmige Gestalt aufweist. Auch eine Änderung in der Lage macht sich bemerklich. Anfänglich war sie viel steiler gestellt als jetzt.

Die dritte Entwicklungsperiode ist äußerlich dadurch charakterisiert, wie schon früher erwähnt, daß die Larve in eine Art Ruhestadium verfällt und keine Nahrung mehr zu sich nimmt. Während dieser Zeit vollziehen sich in der Larve sehr wesentliche Umformungen, insofern sich die Genitaltasche nach außen umstülpt, neben der Eingangsöffnung in den Ductus ejaculatorius ein zweites Paar zapfenartiger Gebilde auftritt und die Gesamtumwandlung des Larvenabdomens in das der Puppe erfolgt. Es ist selbstverständlich, daß sich in dieser Zeit auch an Kopf und Thorax Veränderungen vollziehen, die aber hier nicht berücksichtigt werden, ebensowenig jene Umbildungen am Abdomen, die nicht in Beziehung zum Copulationsapparat stehen.

Die Abstoßung der larvalen Cuticula vollzieht sich am Schlusse aller dieser Veränderungen; sie wird aber schon in der zweiten Entwicklungsperiode eingeleitet. Wie die Figg. 5—8 erkennen lassen, hat sich bereits die Cuticula von dem Epithel im Bereich der Sternite der letzten 3 Segmente abgehoben; der hierdurch geschaffene Raum ist erfüllt von einer sehr feinkörnigen, mit Eosin und Häma-

toxylin nicht färbbaren Flüssigkeit. Eine ähnliche Veränderung ist auch innerhalb der Genitaltasche zu erkennen; auch hier wird die Cuticula vom Epithel abgehoben.

Die Formveränderungen der Genitaltasche lassen sich am besten aus den Figg. 10—12 erkennen. Fig. 10 stellt einen etwas seitlich von der Medianebene gelegenen Längsschnitt dar. Man erkennt aus demselben, daß sich die neue, zwischen den beiden Sternchen (Fig. 10 **rgt*) befindliche Taschenöffnung sehr stark vergrößert hat. Die Tasche selbst ist außerordentlich breit und hat besonders in querer Richtung, wie aus den Figg. 11 und 12 hervorgeht, eine bedeutende Ausdehnung erfahren. In Fig. 10 ist überdies die frühere Öffnung *gtö* zu erkennen, an welcher sich noch die abgestoßene Cuticula *cu'* anschließt. Infolge dieser Verflachung der Genitaltasche treten die beiden Primitivzapfen, die bei jenem Exemplar, von dem Fig. 10 stammt, eine Länge von 215 μ hatten, aus der Tasche selbst heraus (Fig. 12—15). Daß diese Zapfen bei oberflächlicher Betrachtung jetzt noch nicht erkennbar sind, sondern nur auf Schnitten wahrgenommen werden können, ist natürlich darauf zurückzuführen, daß die larvale Cuticula (Fig. 10—15 *cu'*) noch vorhanden ist; erst späterhin, wenn das Puppenabdomen freiliegt, sind sie als 2 ansehnliche Zäpfchen sichtbar (Textfig. Da, *va*).

In diesem Stadium tritt fernerhin am distalen Ende des Ductus ejaculatorius zwischen den beiden Primitivzapfen eine kleine paarige Verdickung des Epithels auf (Fig. 12—14 *pz*), die sich auch in den Ductus in Form zweier Wülste fortsetzt.

Die Primitivzapfen selbst verschmelzen in ihren proximalen Partien (Fig. 12 *ca*, 13 *va*) sowohl auf der dorsalen als auch ventralen Seite und bilden so gewissermaßen eine Fortsetzung des Ductus ejaculatorius. In ihren distalen Partien dagegen bleiben sie vollständig voneinander gesondert (Fig. 14, 15 *va*).

Am Ductus ejaculatorius ist ein weiteres Wachstum in proximaler Richtung festzustellen, wodurch auch die Anhangsdrüsen cranialwärts verschoben werden.

In histologischer Beziehung ist hervorzuheben, daß jetzt bereits am Ausspritzungskanal sich die Differenzierung der Ringmuskulatur vollzieht (Fig. 11 *rm*).

Während bei den von Zander[1]) untersuchten Pterygoten (*Vespa*

---

1) Zander (59), p. 473, 475, 477—478; (60), p. 227—228; (61), p. 581—582.

germanica, Bombus, Limnophilus bipunctatus und *Parapoynx stratiotaria*) vor der Bildung des Ductus ejaculatorius sich die beiden Primitivzapfen in je einen medialen („Peniszapfen") und lateralen („Valva") Teil differenzieren, würde nach Michaelis [1]) bei *Apis mellifica* der Ductus ejaculatorius („Copulationsrohr") vor der Abspaltung der Peniszapfen („Deckplatten") von den Primitivzapfen in Form einer Einstülpung auftreten, die vom Grunde der Genitaltasche ausgeht. Da sich Zander [2]), soweit *Apis* in Betracht kommt, auf die Befunde von Michaelis stützt, scheint ihm die Zeit der Entstehung des Ductus ejaculatorius, ob vor oder nach Bildung der Peniszapfen, von keiner wesentlichen Bedeutung hinsichtlich der Homologisierung der auftretenden Zapfenbildungen zu sein. Es können demnach die Peniszapfen vor oder nach der Anlage des Ductus ejaculatorius sich bilden. In allen Fällen handelt es sich hier bei der Bildung der Peniszapfen um eine Abgliederung durch einen Einschnitt oder eine Abspaltung von dem dorsalen und medialen Teil der Primitivzapfen. Diese zerfallen demnach in eine mediale und eine laterale Partie, von denen die letztere in die Bildung der Valven, die erstere in die der Peniszapfen eingeht.

Bei *Tenebrio molitor* tritt die Anlage des Ductus ejaculatorius erheblich früher auf als die jener Gebilde, welche ich den Peniszapfen homologisieren möchte. Es ist allerdings hierbei in Betracht zu ziehen, daß dieses zweite dorsal und medial gelegene Zapfenpaar meinen Befunden nach nicht direkt aus den Primitivzapfen in Form einer Abspaltung sich vollzieht, wie es bei den übrigen von Zander und Michaelis untersuchten Formen der Fall ist, sondern es handelt sich hier vielmehr um eine Wucherung des Epithels der dorsalen Wand der Genitaltasche im Bereich zunächst der Region der Primitivzapfen. Da dieses natürlich im innigen Zusammenhange mit dem der Zapfen steht, so erscheint mir der bestehende Unterschied nicht so wesentlich und tiefgreifend, daß auf eine Homologisierung der Peniszapfen von *Tenebrio* mit denen der Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren verzichtet werden müßte. Leider geben Michaelis und Zander von den betreffenden Entwicklungsstadien keine Schnittbilder, sondern nur schematische Figuren, so daß ein Vergleich in dieser Hinsicht schwierig ist. Die Primitivzapfen selbst würden nun nach dieser Auffassung den

---

1) Michaelis (34), p. 449—450.
2) Zander (59), p. 479.

Valven im Sinne ZANDER's[1]) und den Parameren nach VERHOEFF[2]) entsprechen.

Die weiteren Veränderungen, die noch in dieser dritten Entwicklungsphase auftreten, bestehen in einer Verdickung und Größenzunahme der beiden Peniszapfen, die jedoch, wie die Figg. 13 u. 14 zeigen, nicht als vollkommen selbständige Gebilde auftreten, sondern wulstförmig verdickte Partien der dorsalen Wand der zwischen den beiden Valven befindlichen Partie der Genitaltasche darstellen. Diese löst sich distal von den Valven los, und bildet so ein selbständiges Stück, das mit den ersteren einen spaltförmigen Raum umschließt der als die erste Anlage der Penistasche aufzufassen ist.

In beistehender Textfig. C erkennt man fernerhin, daß die Valven sowie die die Peniszapfen enthaltende Platte bereits eine dicke Cuticula abgeschieden haben.

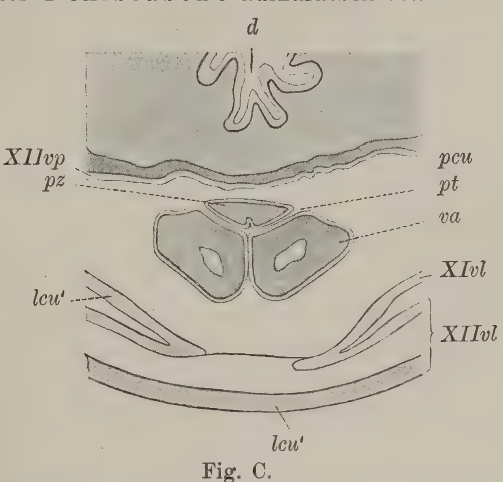


Fig. C.
Querschnitt durch eine Puppe kurz vor dem Ausschlüpfen aus der Larvenhaut. Ende der 3. Entwicklungsperiode. 62 : 1.

Die, wie ich schon früher erwähnte, stark erweiterte Genitaltasche erstreckt sich auf der ventralen Seite, wie auch aus den Figg. 11—14 ersichtlich ist, erheblich weiter nach vorn als auf der dorsalen Seite. Jener Teil der Genitaltaschenwandung, welcher in der Verlängerung der Valven gelegen ist, mithin das Dach dieses ventralen Teiles der Tasche bildet (Fig. 11, 12 *ca*), geht weiterhin in die Bildung jenes Teiles des Copulationsapparats ein, der von ZANDER[3]) als Cardo, von VERHOEFF[4]) als Pars basalis bezeichnet wird.

Während das 13. Tergit sich nicht wesentlich verändert, werden die beiden Nachschieber des 13. Sternits beim Abheben der Cuticula

---

1) ZANDER (59), p. 463; (60), p. 195; (61), p. 566.
2) VERHOEFF (47), p. 119.
3) ZANDER (59), p. 463.
4) VERHOEFF (47), p. 120.

vom Epithel vollständig rückgebildet, wodurch vom 13. Sternit selbst nur ein kleiner dem Anus ventralwärts dicht anliegender Wulst zurückbleibt. Gleichzeitig tritt am 12. Tergit die bereits bei der Larve durch die beiden Corniculi angedeutete Tendenz zur Spaltung im bilateralen Sinne in erhöhtem Maße auf. Es bilden sich unter der Larvenhaut zwei mächtige, etwas nach auswärts divergierende Zinken, die an ihren Enden mit feinen Chitinspitzen ausgestattet sind.

Mit dem proximalen Tiefenwachstum der Genitaltasche dringt auch die Intersegmentalmembran zwischen dem 11. und 12. Sternit in derselben Richtung vor, wodurch das 12. Sternit unter das 11. geschoben erscheint.

Ist die Entwicklung nun soweit vorgeschritten, so reißt die alte Larvenhaut nahtförmig auf der Dorsalseite des Thorax, und die Puppe schlüpft aus.

Es beginnt hiermit das vierte Entwicklungsstadium.

An der Puppe fallen vor allem am Abdomen die beiden gabelförmig nach hinten ragenden Zinken des 12. Tergits auf, während das 12. Sternit äußerlich nur als kleine Schuppe wahrzunehmen ist, welche die basalen Teile der beiden deutlich sichtbaren, vorgestülpten Valven von untenher verdeckt, die ihrerseits die beiden Peniszapfen überlagern. Das 13. den Anus umschließende Segment ist nur bei einzelnen Individuen von außen sichtbar.

Das 4. (1. Abd.) Sternit wird vom Metathorax überlagert und starke Querfaltungen deuten bereits auf die Reduktion dieses Sternits hin.

Die Segmentformel für die Puppe lautet mithin:

$$\frac{D_4 D_5 \ldots\ldots\ldots D_{11}\underline{(D_{12})(D_{13})}}{\boxed{V_4} V_5 \ldots\ldots\ldots V_{11}(V_{12})(V_{13})}$$

Während bei der Larve äußerlich keine Geschlechtsunterschiede beobachtet werden konnten, ist die Unterscheidung von männlichen und weiblichen Puppen bei *Tenebrio* durch die Verschiedenheit der deutlich sichtbaren Gonapophysen (Textfig. D a, b) leicht möglich, worauf schon SALING [1]) hingewiesen hat.

Das Puppenstadium dauerte bei einer ständigen Temperatur von 24^0 C im Brutofen 7—9 Tage. Unter normalen Verhältnissen stellte R. MANGER nach BACHMETJEW [2]) für 188 Exemplare im Mittel $16^1/_2$ Tage fest.

1) SALING (42), p. 241.
2) BACHMETJEW (1), p. 236.

Die junge, eben gebildete Puppe besitzt in der Anlage bereits alle wesentlichen Teile des fertigen Geschlechtsapparats; die weitere Entwicklung beschränkt sich auf allerdings recht bedeutende Umformungen der vorhandenen Stücke. Diese Differenzierungen treten erst in der 2. Hälfte des Puppen- oder 5. Entwicklungsstadiums auf. Zum mindesten sind sie nach meinen Befunden erst in dieser Zeit auffällig.

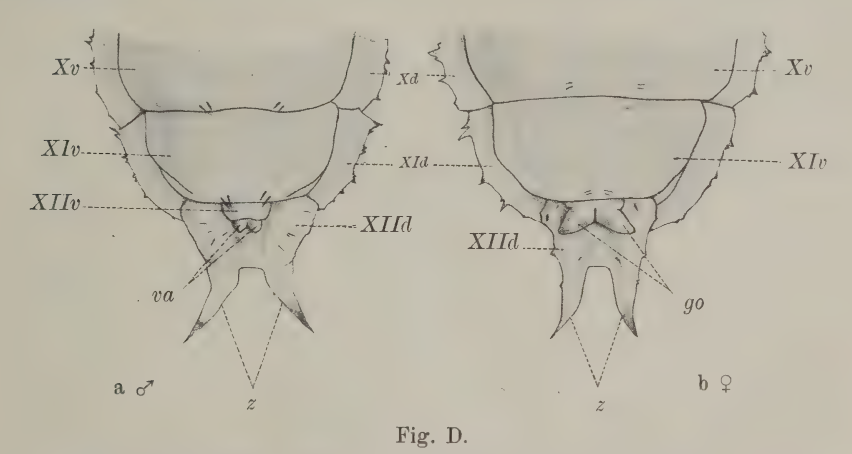


Fig. D.

Die letzten Segmente und die Gonapophysen a einer männlichen, b einer weiblichen Puppe (Ventralseite).

Betrachten wir den Copulationsapparat an einer eben ausgeschlüpften Puppe, also im 4. Stadium auf Querschnitten (Fig. 16 bis 18), so finden wir, daß die Valven, wie schon früher erwähnt wurde, an Größe ganz bedeutend zugenommen haben (Textfig. D a), wodurch auch der auf den Schnitten 12—14 zwischen ihnen resp. den Peniszapfen befindliche Raum außerordentlich reduziert wird. Man vergleiche die Figg. 12—14 mit den Figg. 17 u. 18. Ebenso macht sich eine Verschmelzung der Valven in distaler Richtung bemerkbar.

In einiger Entfernung von der Spitze der Valven treten die Querschnitte der Peniszapfen auf (Fig. 17 *pz*). Die beiden Peniszapfen sind in ihrem distalen Teile als zwei selbständige Stücke zu erkennen. Der sie trennende Spalt (Fig. 17) verschwindet (Fig. 18) jedoch alsbald. Weiter cranialwärts bilden die Valven sowie die beiden Peniszapfen einen im Querschnitt dreieckigen Körper, an dem Grenzlinien zwischen den vier ihn bildenden Stücken, den beiden

Valven und den 2 Peniszapfen, nicht mehr zu erkennen sind, und nur die Anordnung der Epithelzellenkerne läßt einigermaßen die Grenzen zwischen Peniszapfen und Valven feststellen. Je mehr wir uns der Öffnung des Ductus ejaculatorius nähern, desto undeutlicher werden die beiden Peniszapfen, und schließlich gehen sie in eine Epithelschichte über, die mit dem anstoßenden dorsalen Epithel der Valven vollständig in eines zusammenfließt. Fig. 18 bietet in dieser Hinsicht ein instruktives Bild. Wir bemerken hier in der Mitte den Beginn des Ductus ejaculatorius (*de*), über diesem liegen eben noch kenntlich die proximalen Enden der Peniszapfen (*pz*), und seitlich davon sehen wir die Valven (*va*).

Eine wesentliche Veränderung des Epithels dieser Stücke scheint nicht eingetreten zu sein. Die Zellen sind außerordentlich schlank und hoch. Die Kerne der Zellen liegen in 2, 3, ja zuweilen in 4 Schichten übereinander, und man erhält zunächst den Eindruck, daß das Epithel mehrschichtig ist; bei der Betrachtung dünnerer Schnitte ist es mir allerdings zweifelhaft erschienen, ob das Epithel wirklich mehrschichtig oder nicht vielmehr einschichtig ist, und es würden alsdann die Kerne der außerordentlich schlanken Zellen in verschiedener Höhe gelegen sein. Die Cuticula ist von bedeutender Dicke (Fig. 16) und springt auf der Ventralseite in der Medianlinie in Form einer kleinen Firste (Fig. 16, 17 *f*) nach innen vor. In der zentralen Partie bemerkt man zahlreiche Durchschnitte von Tracheen (Fig. 16—18 *tr*). Auf den früheren Stadien der Entwicklung fehlten Tracheen in dieser Schichte nicht vollständig, doch waren sie viel spärlicher, und ich glaube, daß ursprünglich in eine jede Valve, wie es auch von ZANDER[1]) bei *Vespa germanica* beobachtet wurde, nur ein Tracheenstämmchen hineinwächst, das sich entweder reich verästelt oder in zahlreiche Schlingen gelegt hat. Mit Rücksicht auf die Befunde an späteren Stadien ist das letztere Verhalten das wahrscheinlichere, wobei natürlich nicht in Abrede gestellt werden soll, daß von den größeren Stämmen kleinere abzweigen. Das zwischen den Tracheendurchschnitten befindliche Gewebe macht einen fettgewebeartigen Eindruck; es besteht aus verästelten Zellen, zwischen denen größere und kleinere Lückenräume vorhanden sind. Manche derselben liegen vielleicht auch in den Zellen selbst, doch läßt sich eine sichere Unterscheidung zwischen den inter- und intrazellulären Lücken nicht machen. Ob diese

1) ZANDER (59), p. 472.

Räume ursprünglich von Fett erfüllt sind, vermag ich nicht zu sagen, da keine entsprechenden Färbemittel (Sudan, Osmiumsäure) angewendet wurden.

Der Ductus ejaculatorius hat infolge weiteren Längenwachstums die beiden Anhangsdrüsen, die schon eine bedeutende Größe erreicht haben, noch weiter proximalwärts verschoben. Eine Folge dieser Verschiebung ist die knieförmige Biegung, welche die Vasa deferentia

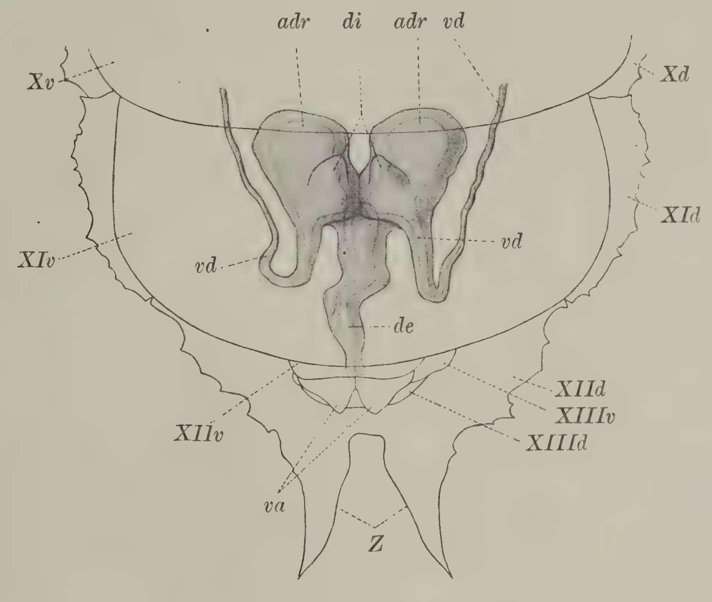


Fig. E.

Anhangsdrüsen und Ductus ejaculatorius bei einer jungen Puppe. (Aus Querschnitten rekonstruiert.) Textfig. E zeigt dasselbe Stadium wie die Figg. 16—19. Ansicht von der Ventralseite.

kurz vor ihrer Einmündung in die Anhangsdrüsen machen. An diesen sind 2, symmetrisch zur Medianebene angeordnete Divertikelchen aufgetreten, welche in der Folge an Größe sehr bedeutend zunehmen. In diesem Stadium ist an den akzessorischen Drüsen bereits eine Ringmuskulatur festzustellen. Eine Verbindung des Ductus ejaculatorius mit den Anhangsdrüsen besteht zurzeit noch nicht. Die beigefügte Textfig. E zeigt die topographischen Beziehungen, die zwischen dem Ausspritzungskanal, den Anhangsdrüsen und den Vasa deferentia bestehen.

Ungefähr nach dem 3. bis 4. Tage der Puppenruhe begann unter

der Puppenhülle die Bildung der Imago und damit das fünfte Entwicklungsstadium.

Bei den gestaltlichen Veränderungen, welche zur Bildung der Imago führen, wird auch hier wie bei der Bildung der Puppe die Cuticula abgehoben, und es tritt zwischen dieser und dem Epithel eine körnige, nicht färbbare Substanz auf, in welcher stark lichtbrechende, mit Eosin sich lebhaft färbende Körnchen zu erkennen sind, die ich für Fettkörnchen halte; anfänglich sind dieselben in großer Menge vorhanden, mit fortschreitender Entwicklung jedoch werden sie immer weniger.

Ferner ist darauf hinzuweisen, was auch von SALING[1]) hervorgehoben wurde, daß zu dieser Zeit eine sehr bedeutende Verkürzung des Weichkörpers eintritt, wodurch auffällige Verschiebungen bedingt werden, die bei einem Vergleich der Figg. 16—19 mit den Figg. 20—28 in Betracht zu ziehen sind. So würde z. B. Fig. 19 des vierten Stadiums, soweit der Weichkörper in Betracht kommt, mit Fig. 28 des nun zu betrachtenden fünften zu vergleichen sein. In beiden sind die distalen Enden der Valven durchschnitten; während sie aber in dem ersteren vollständig frei liegen und das 13. Segment über sie zu liegen kommt, sind sie in Fig. 28 (*va*) vollständig in das 12. Segment zurückgezogen.

Auffallend ist an Individuen dieser Bildungsperiode vor allem das große Längenwachstum des Copulationsapparats. Während er im Anfang des Puppenstadiums (Fig. 16—19), von der Spitze der Valven bis zum Grunde der Genitaltasche gemessen, 310 μ lang war, hat er am Ende desselben eine Länge von 1,875 μ erreicht. Dabei hat der Copulationsapparat in den distalen Partien an Dicke wesentlich eingebüßt, wie aus dem Vergleich der auf die junge Puppe bezughabenden Figg. 16—19 mit den Figg. 20—28 hervorgeht; diese letzteren betreffen das Endstadium der Puppenruhe, stellen mithin bereits Verhältnisse dar, wie wir sie mit Ausnahme von gewissen Lageveränderungen beim Käfer antreffen. Abgesehen von den angedeuteten Veränderungen am Copulationsapparate treten in dieser Zeit auch noch recht beträchtliche Formveränderungen auf, die die letzten Segmente betreffen.

Infolge des bedeutenden Wachstums des Copulationsapparats in der Längsrichtung bei gleichzeitiger Dickenabnahme hat auch die bei der Umstülpung im dritten Entwicklungsstadium verflachte

1) SALING (42), p. 241.

Genitaltasche, und zwar speziell in ihrer ventralen Partie, an Länge sehr beträchtlich zugenommen und eine entsprechende Ausdehnung kopfwärts erfahren (Fig. 20—22, 24 *gt*). Bei der jungen Puppe lagen das 12. und 13. Sternit (Fig. 16 *XIIv* u. *XIII*) den beiden verschmelzenden Valven (*va*) und dem Cardo dicht an.

Am Puppenabdomen konnte zwischen Cardo und Valven keine scharfe Trennungslinie festgestellt werden; eine solche tritt jedoch jetzt bei der Anlage der Imago deutlich hervor, und es läßt sich nunmehr dieser Teil des Copulationsapparats als diskordantes Stück gut charakterisieren.

Der Cardo hat in seiner vordersten Partie die Form einer Rinne (Fig. 20, 30 A *lca*), die sich weiter distalwärts zu einem Rohre schließt (Fig. 21, 22 *lca*, *kca*), wie auch aus Fig. 30 A hervorgeht, die sich allerdings auf ein späteres Stadium, in dem die Chitinisierung vorgeschritten ist, bezieht; die dorsale Wand des Rohres überragt noch weiter analwärts zungenartig die ventrale (Fig. 23, 24 *sp*, *lca*) und steht hier in direktem Zusammenhang mit den Valven (*va*).

Bezüglich dieser war schon früher angegeben worden, daß sie in ihren vorderen Teilen in der Medianlinie miteinander verschmelzen, während die distalen getrennt bleiben. Die Valven bilden mithin ein an seinem hinteren Ende gespaltenes Rohr, dessen Entstehung aus paarigen Anlagen aber auch jetzt noch und später durch eine dorsale und ventrale Furche (Fig. 25—28) ersichtlich ist. Im Vergleich mit dem Stadium 4 (Fig. 16—19) hat dieses, in seinen caudalen Partien elliptisch, in seinen cranialen mehr kreisförmige Rohr an Größe erheblich abgenommen (Fig. 25, 26); und zwar dürfte diese Abnahme der Querdurchmesser durch das bedeutende Längenwachstum zu erklären sein. Der Verbindung der Valven mit dem zungenförmigen Fortsatz des Cardo auf der dorsalen Seite wurde schon gedacht; ebenso stehen sie mit dem Cardo auf der Ventralseite und in den seitlichen Partien in direkter Verbindung. Die Trennung wird jetzt markiert durch eine Furche, die sich auf der Ventralseite ein wenig nach vorn wendet, so daß hier die verschmolzenen Valven mit einem schnabelförmigen Fortsatz in einen entsprechenden Ausschnitt des Cardo vorspringen (Fig. 23 *va*).

Eine der auffallendsten Veränderungen bei der Bildung des Imagoabdomens ist ferner das starke Tiefenwachstum der Penistasche (Fig. 21—27 *pt*). Bei der Bildung der Puppe kaum als solche erkenntlich (Textfig. C *pt*), reicht sie jetzt bis weit in den

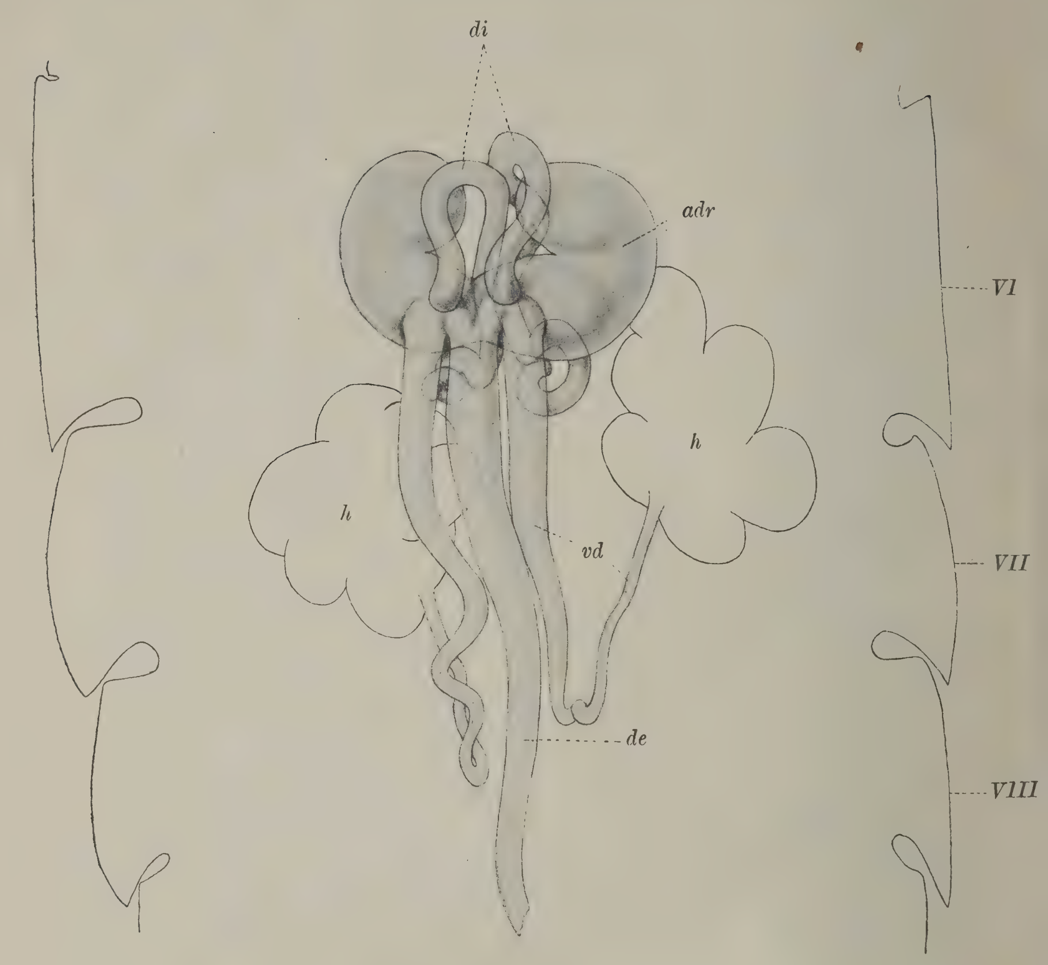


Fig. F.

Anhangsdrüsen und Ductus ejaculatorius eines Käfers (aus Flächenschnitten rekonstruiert). Ansicht von der Ventralseite.

Cardo, und zwar ist sie ebenso wie die Genitaltasche auf der Ventralseite erheblich tiefer als auf der dorsalen (Fig. 20—22 *pt*).

Die Peniszapfen, die an ihren distalen Teilen (Fig. 27 *pz*) ebenso wie die Valven voneinander getrennt sind, wachsen gleichzeitig mit der Penistasche cranialwärts vor, verschmelzen in diesen Partien und umgeben röhrenförmig den Ductus ejaculatorius (Fig. 23 bis 26 *p*). Da die Penistasche auf der ventralen Seite viel weiter

kopfwärts reicht als auf der dorsalen, tritt uns der Penis in seinem vorderen Teil als ein Längswulst entgegen (Fig. 22 *p*); das Epithel des Penis geht demnach in das der Tasche auf der dorsalen Seite früher über als auf der gegenüberliegenden.

Die ursprünglich bei der Larve im 12. Segment am Ende der Vasa deferentia angelegten Anhangsdrüsen wurden bereits zu Beginn des Puppenstadiums durch das mächtige Längenwachstum des Ductus ejaculatorius in das 11. und 10. Segment nach vorn gedrängt (Textfig. E *adr*); aus demselben Grunde gelangen sie nun in den Bereich des 6. Segments (Textfig. F *adr*).

Auch die Hoden, die bei der Larve im 9. Segment liegen, werden allmählich in das 7. und 6. Segment verlagert. Die Vasa deferentia haben in ihrem cranialwärtsführenden Schenkel an Umfang zugenommen (Textfig. F *vd*).

Die Anhangsdrüsen erhalten eine bohnenförmige Gestalt; die beim Beginn des Puppenstadiums angelegten Divertikel wachsen in lange, gewundene Schläuche aus (Textfig. F *di*).

Schließlich tritt der früher blind endende Ductus ejaculatorius durch je einen kurzen Verbindungsschlauch mit den großen Anhangsdrüsen an der Einmündungsstelle der Vasa deferentia in Kommunikation. Textfig. F zeigt alle diese Verhältnisse.

Die Segmente erfahren folgende Umgestaltungen (Textfig. G u. Fig. 31): Das 13. Tergit behält seine ursprüngliche, schuppenförmige Gestalt bei und überdeckt den Anus (Fig. 26, 31 *XIIId*); das betreffende Sternit wird vollständig rückgebildet. Die weitgehendste Veränderung erleidet das 12. Segment, das die Form einer Zuckerzange erhält. Die, wie mir scheint, bei der Larve durch die beiden Corniculi (Textfig. A c) angedeutete, bei der Puppe (Textfig. D *z*) durch die Ausbildung der beiden mächtigen Zinken weiter fortgeschrittene Spaltung des 12. Tergits geht hier so weit, daß am Genitaltergit (d. h. *XIId*) die lateralen Partien fast allein erhalten bleiben und nur durch eine schmale, dorsale Brücke in Zusammenhang stehen. Es entstehen dadurch 2 löffelförmige Platten (Fig. 26 *XIId*), die an ihrer konkaven Außenseite ebenso wie das 13. Tergit (Fig. 31 *XIIId*) starke Borsten entwickeln. Das 12. Sternit, das bereits bei der Bildung der Puppe fast ganz unter das 11. verlagert wurde, wird nun noch weiter nach vorn geschoben und erreicht schließlich den hinteren Rand des 9. Sternits. Auch das 12. Sternit zeigt in hohem Grade die Tendenz der bilateralen Spaltung; von ihm bleiben ebenfalls nur die lateralen Partien in

größerer Ausdehnung erhalten, und zwar nehmen sie die Form zweier Leisten an, die, nach vorn konvergierend, einander unter einem spitzen Winkel berühren (Fig. 24, 25, 31 *XIIv*). Der zwischen diesen beiden Stäben befindliche Teil wird dagegen zu einer dünnen Membran (Fig. 24, 31). Infolge der erwähnten hochgradigen Verschiebung nach vorn kommt der hintere Rand des Sternits unter den vorderen Teil des entsprechenden Tergits (*XIId*) zu liegen, und es bilden die beiden löffelförmigen Platten des letzteren direkt die Fortsetzung der lateralen, stabartigen Sternitpartien (Fig. 31 *XIIv*, *XIId*). Dadurch wird die eigentümliche Umbildung dieses Segments in die einer Pinzette mit verbreiterten Enden herbeigeführt, die bei der Copula zweifellos eine wichtige Rolle spielen dürfte; es sei darauf hingewiesen, daß dieser physiologische Teil des Copulationsapparats bereits von VERHOEFF [1]) und ESCHERICH [2]) auf das 9. Abdominalsegment zurückgeführt wurde. Die Veränderungen am 11. Sternit sind geringfügiger, es bildet sich nur an seinem hinteren Ende ein ungefähr dreieckiger Ausschnitt, wie Textfig. G (*XIv*) zeigt; ausgezeichnet ist es durch einen besonders reichen Borstenbesatz (Fig. 25, 26, Textfig. G *XIv*), während das 9. und 10. Segment und das 11. Tergit nur am Rande Borsten tragen und keiner besonderen Formveränderung unterliegen (Textfig. G). Die zwischen dem 10. und 11. Sternit befindliche Intersegmentalmembran dringt bis gegen den vorderen Rand des 10. Segments vor und bildet einen Schlauch (Fig. 21, 22 *ism XI—X*).

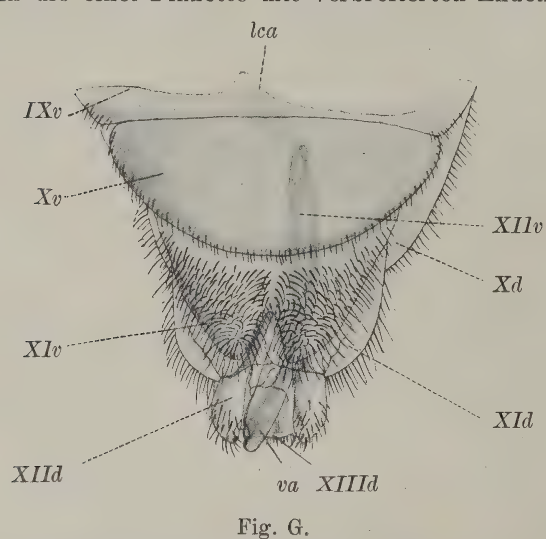


Fig. G.

Chitinskelet der letzten abdominalen Segmente und des Copulationsapparats eines Käfers nach einem Kalilaugenpräparat. Durch den Druck des Deckglases ist der Copulationsapparat auf die Seite gedreht.

1) VERHOEFF (47), p. 136—137.
2) ESCHERICH (12), p. 44.

Außer den großen morphologischen Veränderungen in diesem 5. Entwicklungsstadium treten auch wesentliche histologische uns entgegen. Das Epithel des Copulationsapparats, das bei der jungen Puppe noch den Eindruck eines mehrschichtigen Epithels erwecken konnte, ist jetzt zweifellos einschichtig, wie aus den Figg. 20—28 ersichtlich ist. Bedenken bezüglich der Einschichtigkeit könnten nur bestehen hinsichtlich der distalsten Teile der Valven und des Penis einerseits (Fig. 27, 28 *va*, *p*) sowie der proximalen Partien der Genitaltasche und des 12. Sternits andrerseits (Fig. 20, 21); hier sind die Kerne des Epithels in 2—4 Schichten angeordnet, doch glaube ich, daß dies nur eine Folge der außerordentlichen Schlankheit der Zellen ist. Die Epithelzellen der Penistasche fallen dadurch auf, daß an ihrer freien Fläche zäpfchenförmige Fortsätze auftreten, die später chitinisieren und dadurch einen dichten, bürstenartigen Besatz der Penistasche ergeben (Fig. 24—26); und zwar sind diese Borsten im distalen Teil (Fig. 26) der Tasche erheblich länger als an deren proximalen (Fig. 24). Auf der dorsalen Seite legen sich das äußere (Fig. 29 *va*, *ep*) und das innere (Penistaschen-) Epithel (Fig. 29 *va*, *ep'*) der Valven und des Cardo dicht aneinander, auf der ventralen dagegen sind beide Epithelien weiter voneinander entfernt; infolgedessen treffen wir an der zuerst genannten Stelle nur spärliche Mengen des Fett- resp. Bindegewebes. Dieses zwischen den Epithelien gelegene Gewebe besteht am ganzen Copulationsapparat ursprünglich aus Fettgewebe, Tracheen und Muskeln in ansehnlicher Zahl. Es wurde früher angegeben, daß dieses Bindegewebe aus verästelten Zellen besteht, zwischen denen mehr oder weniger große Lückenräume vorhanden sind. In der Folge findet man zunächst an Stelle dieses Gewebes eine fast homogen erscheinende Substanz, in welcher da und dort Kerne eingelagert sind, zuweilen von kleinen, vacuolenartigen Räumen umgeben. Später erscheint die Zahl der Kerne vermindert und die homogene Grundsubstanz erscheint mehr granuliert und färbt sich jetzt stärker mit Eosin als vordem. Von Tracheen treten sowohl im Penis als auch in den Valven sowie im Cardo nur je ein Paar großer Stämme auf, die ab und zu kleinere abgeben; sie verlaufen da wie dort immer in den seitlichen Partien. Die Muskeln sind um diese Zeit, d. h. in der 5. Entwicklungsperiode, schon sämtlich angelegt; ihre Besprechung wird später erfolgen.

Das einschichtige Epithel des Ductus ejaculatorius scheidet eine mächtige, mit Zähnchen besetzte, chitinige Intima ab; gegen die

Anhangsdrüsen nehmen die Epithelzellen ungefähr um das Dreifache an Höhe zu. Vom Austritt aus dem Cardo an ist der Ductus von einer starken Ringmuskulatur umgeben, die nach vorn an Mächtigkeit gewinnt.

Das Epithel der beiden Verbindungsschläuche ist dem des angrenzenden Ausspritzungskanals gleich und setzt sich von dem Epithel der Anhangsdrüsen scharf ab. Die chitinige Intima des Ausspritzungskanals verstreicht in den beiden Verbindungsschläuchen allmählich. Im Gegensatz zum Ductus ejaculatorius besitzen sie eine nur dünne Ringmuskelschicht, die in gleicher Stärke sich auch an den beiden großen Anhangsdrüsen vorfindet.

Das Epithel der letzteren besteht aus äußerst schmalen, dafür aber hohen, spindelförmigen Drüsenzellen. Eine chitinige Intima konnte weder an Schnittserien noch an Kalilaugenpräparaten nachgewiesen werden.

Die Divertikel zeigen ein hohes cylindrisches Drüsenepithel und eine äußerst dünne Ringmuskulatur.

Ein Drüsenepithel ist auch in den verdickten Teilen der von einer dünnen Ringmuskelschicht umgebenen Vasa deferentia vorhanden.

Das Secret der großen Anhangsdrüsen ist ein äußerst feinkörniges, erythrophiles; hingegen liefern die Divertikel und die dicken Teile der Vasa deferentia ein cyanophiles.

Ist die Entwicklung nun soweit vorgeschritten, so kommt es zur Abscheidung des Chitins am Copulationsapparat und den Segmenten.

Die übersichtlichsten Bilder bieten hierfür die Copulationsapparate von Käfern, die mit Kalilauge behandelt sind (Fig. 30, 31). Wie ich noch besonders hervorheben will, bestehen zwischen dem Copulationsapparat der ausgewachsenen Käfer und dem noch in der Puppenhülle befindlichen Verschiedenheiten hinsichtlich der Lage. Es findet nämlich bei oder nach dem Ausschlüpfen eine Drehung des ganzen Copulationsapparats um ungefähr 180° statt (Fig. 30A, B). Es ist zu beachten, daß die Figg. 30B u. 31 die Verhältnisse für alte Käfer zeigen, bei denen der Copulationsapparat um 180° gedreht erscheint.

Eine nur ganz dünne, schmiegsame Cuticula kleidet die Genitaltasche aus (Fig. 30, 31 *gt*). Die Valven entwickeln hauptsächlich in den seitlichen Partien mächtige Chitinplatten, die fast auf der ganzen Ventralseite durch eine dicke Chitinrinne (Fig. 32 *va, r*) mit-

einander verbunden sind, im proximalen Teil aber vollständig verschmelzen und einen unter den Cardo vorspringenden, schnabelförmigen Fortsatz bilden, der wohl ein Abknicken der Valven an dieser Stelle verhindern soll. Mit Ausnahme der Ventralseite und der distalsten, löffelförmig abgesetzten, in den Figg. 30, 31 mit *l* bezeichneten Partien sind die Valven untereinander und mit dem Cardo durch dünne Chitinhäutchen verbunden (Fig. 32 *va*, *v. Dr. d*). Die Innenfläche der Valven, die den proximalen Teil der sogenannten Penistasche umschließen, während der vordere innerhalb des Cardo gelegen ist, wird von einer dünnen Cuticula ausgekleidet, der die schon erwähnten Zapfen aufsitzen (Fig. 32 *cu*, *gt*). Am Cardo (Fig. 30, 31 *lca*, *kca*) treten zwei aus dickem Chitin bestehende, rinnenförmige Stücke auf, deren Ränder durch eine feine Chitinmembran verbunden sind und mithin, soweit sie einander berühren, eine leichtgebogene Röhre bilden. Die ventrale Rinne (Fig. 30 A, *lca*) setzt sich weiter nach vorn fort als die dorsale (Fig. 30 A, *kca*); diese letztere überragt dafür die erstere analwärts, und zwar in Form zweier lanzettförmiger Spitzen (Fig. 30 *sp*), zwischen denen nur eine dünne Chitinmembran dorsal ausgespannt ist. Diese Membran sowie die beiden Spitzen entsprechen dem früher erwähnten zungenförmigen Fortsatz (Fig. 23, 24 *sp*). Zu beachten ist auch die sensenförmige Krümmung des ganzen Cardo; die Konkavität ist, wie aus Fig. 30A ersichtlich, gegen die Dorsalseite des Tieres gewendet; nach der früher erwähnten Drehung sieht sie natürlich gegen die ventrale Seite (Fig. 30B). In den proximalsten Partien des Cardo hat sich dessen Epithel an das der Genitaltasche dicht angelegt; infolgedessen verschmilzt hier das Chitin des Cardo mit dem der Genitaltasche (Fig. 30, 31 *x*). Das Chitin tritt am längeren, rinnenförmigen Cardostück in den seitlichen Partien besonders mächtig in Form zweier sich nach vorn verbreiternder Längsleisten auf (Textfig. Kb *lca*). Das Epithel des Penisrohres scheidet in seinen lateralen Teilen zwei symmetrisch zur Medianlinie gelegene starke chitinige Leisten ab, die sowohl dorsal als ventral durch dünne Chitinmembranen miteinander verbunden sind (Fig. 32 *p*). Nach vorn nähern sich diese beiden Chitinleisten auf der Ventralseite des Penis und vereinigen sich schließlich zu einer zungenförmigen, dicken Chitinplatte (Textfig. Kb *p*). In seinen hinteren Partien, die den nicht verschmolzenen Teilen der Peniszapfen entsprechen, wird natürlich auf der gesamten Oberfläche dieser stabförmigen Partien eine Chitincuticula abgesondert.

An den Segmenten wird sie, mit Ausnahme des 12., der Segment-

form entsprechend abgeschieden (Textfig. G—J, Fig. 31). Am 12. Tergit (Fig. 31 *XIId*) hingegen werden lediglich an den lateralen Stücken die äußeren, konvexen Partien mit je einer löffelförmig gestalteten Chitinplatte überdeckt; jede dieser beiden Platten setzt sich in ihren proximalen und ventralen Teilen wieder in einen Chitinstab fort. Diese Stäbe sowie eine dünne, dazwischen befindliche Chitinlamelle repräsentieren das 12. Sternit (Fig. 31 *XIId*, *XIIv*).

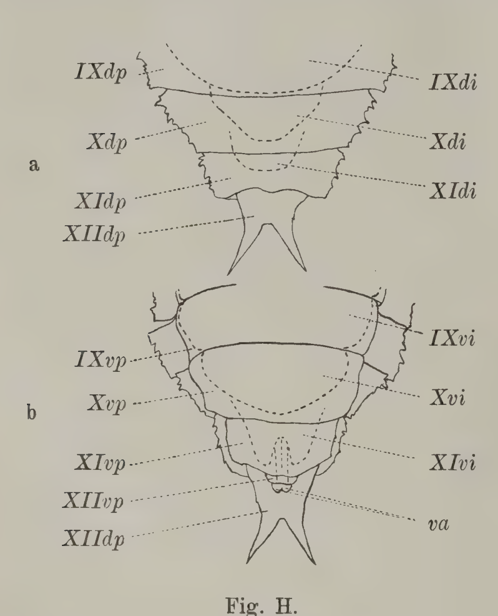


Fig. H.
Die letzten abdominalen Segmente einer Puppe mit durchschimmerndem Imagoabdomen. a von der Dorsal-, b von der Ventralseite.

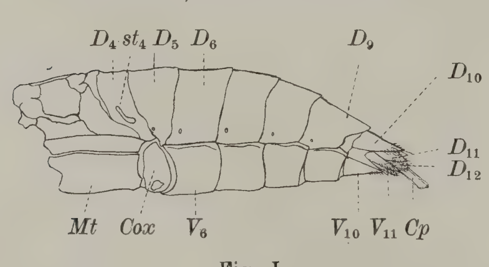


Fig. J.
Abdomen eines Käfers (*Tenebr. m.* L.) mit abgehobenen Flügeln.

Infolge der Chitinisierung schimmern nun unter der Chitinhülle der Puppe am Abdomen insbesondere die letzten Segmente der Imago durch (Textfig. H). Die Imagines sprengen bald darauf die schützende Hülle. Die zuerst ganz hellgelben Käfer werden alsbald dunkler und haben nach 3—4 Tagen die definitive Färbung erlangt.

Am Abdomen (Textfig. J) fällt vor allem die Reduktion der Sternite des 4. und 5. Segments auf, die ganz von den Coxae des Metathorax überdeckt werden und keiner stärkeren Chitinisierung unterliegen; das 6. Sternit zeichnet sich im Gegensatz zu dem 4. und 5. durch bedeutende Größe aus. Von den Tergiten ist das 4. (1. Abdom.) mit einem größeren Stigma ausgestattet (Textfig. J st_4)

und dadurch leicht kenntlich. Die letzten Segmente sind stark mit Borsten besetzt; von ihnen sind für gewöhnlich das 12. und 13. Tergit unter dem 11. verborgen. Das 12. Sternit ist infolge seiner Lage nie von außen zu sehen, und von den Resten des 13. werden die zarten, faltigen Chitinmembranen ventral vom Anus gebildet, die nach vorn in die Genitaltasche ohne Grenze übergehen.

Die Segmentformel lautet demnach:

$$\frac{D_4\ D_5\ D_6\ \ldots\ldots\ldots\ldots\ D_{10}\ D_{11}\ (D_{12})(D_{13})}{\boxed{V_4}\boxed{V_5}(V_6)\ \ldots\ldots\ldots\ldots\ V_{10}(V_{11})(V_{12})\boxed{V_{13}}}$$

Wenn wir von einem Käfer mit vollständig erhärtetem Chitin Kalilaugenpräparate oder Querschnittserien des Genitalapparats anfertigen, so fällt vor allem, wie schon erwähnt wurde, auf, daß der im allgemeinen zylindrische Copulationsapparat gegen seine bisherige Lage um einen Winkel von fast 180° um seine Längsachse gedreht ist. Die Drehung erfolgte nach meinen Befunden an allen untersuchten Individuen im Sinne des Uhrzeigers, und zwar wird diese Drehung durch die Kontraktion der alsbald zu erwähnenden Muskeln mu_5 mu_6 mu_8 (Textfig. K)

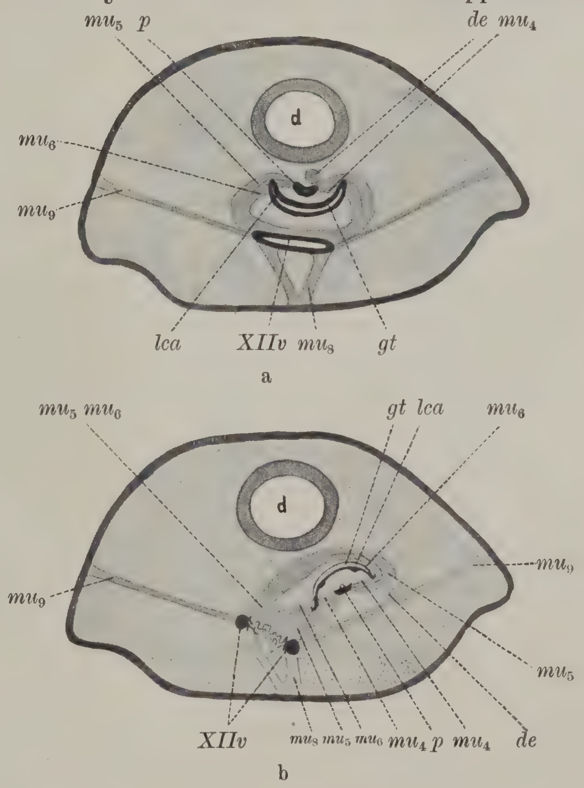


Fig. K.

Schema der Drehung des Copulationsapparats aus Querschnitten konstruiert. a Vor der Drehung (5. Entwicklungsstadium). b Nach der Drehung (ausgeschlüpfter Käfer).

bedingt. Eine Folge dieser Drehung ist auch die starke Faltung der Genitaltasche. Von Wichtigkeit scheint mir dabei zu sein, daß infolge der Drehung der ganze Copulationsapparat nunmehr gegen die ventrale Seite gekrümmt ist, wie Fig. 30B darstellt, während bisher seine Konkavität und mithin auch die Spitze des Organs gegen die Dorsalseite gerichtet war (Fig. 30A). Da das Männchen bei dem Copulationsakt auf dem Rücken des Weibchens sitzt, wäre das Einführen des Penis ohne die geschilderte Lageveränderung ein Ding der Unmöglichkeit.

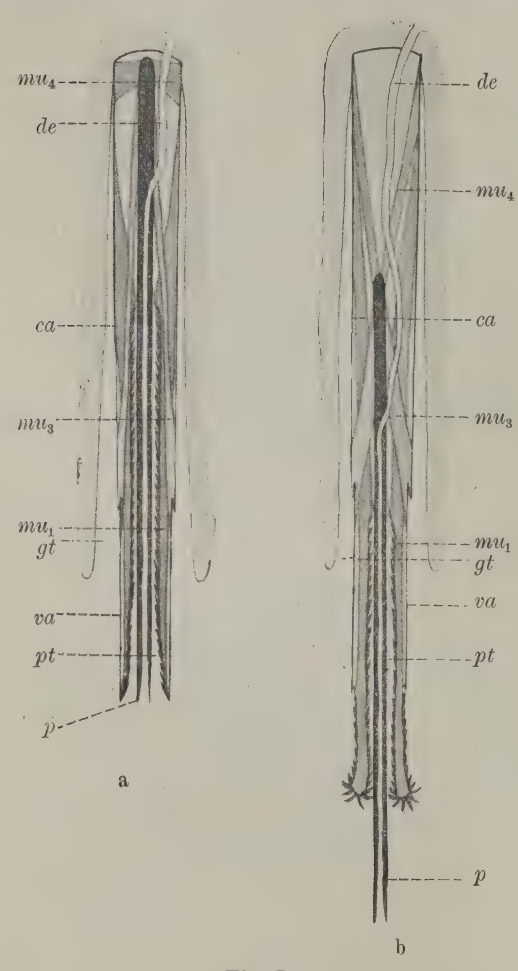


Fig. L.
Schema der Ausstülpung des Copulationsapparats. a Ruhelage, b mit ausgestülptem Penis und ebensolcher Penistasche.

Im Stadium der Erektion wird nicht nur der Penis vorgestreckt, der durch die rinnen- bzw. röhrenförmige Gestalt des Cardo und der Valven eine sichere Führung erhält, sondern es findet auch eine Umstülpung der mit Borsten besetzten Penistasche statt, und es werden diese an der distalen Umbiegungsstelle steil aufgestellt (Textfig. L, Fig. 30). Das Vorstrecken des Copulationsapparats nach abwärts wird auch durch den Ausschnitt am 11. Sternit wesentlich begünstigt.

Die bei dem Ausstülpen resp. Zurückziehen sowie bei der Drehung des Copulationsapparats in Betracht kommenden

Muskeln sind folgende. Die mächtigen Längsmuskeln, die von der Penistasche zu dem langen rinnenförmigen Cardostück verlaufen (Fig. 21, 22, 26, 32, Textfig. L mu_1); sie dienen zur Retraktion der Penistasche. Als ihre Antagonisten betrachte ich die vom ventralen zum dorsalen Cardostück ziehenden Muskelbündel, welche besonders in den vorderen Partien erheblich stärker entwickelt sind als in den hinteren. Ihre Kontraktion bedingt eine Verengerung des Cardolumens; da hierdurch die in diesem enthaltene, wahrscheinlich flüssige Substanz nach hinten gepreßt wird, dürfte ein Ausstülpen der Penistasche bewirkt werden (Fig. 21, 22 mu_2). Am kopfwärts gelegenen, ventralen Teil des Penis inserieren Längsmuskeln, die in zwei symmetrisch angeordneten Paketen zum hinteren ventralen Teil des Cardo und teilweise auch zum verwachsenen Stück der Valven ziehen (Fig. 20 bis 22, Textfig. L mu_3); sie dienen zur Vorstülpung des Penis. An den vorderen lateralen Teilen des Penis inserieren Muskeln, die zum Teil zum Rande des ventralen, rinnenförmigen Cardostückes (Fig. 20, Textfig. K, L mu_4), zum Teil um dessen Rand biegend, zum 12. Sternit verlaufen (Fig. 20, Textfig. K mu_5); die ersteren ziehen den ausgestülpten Penis in das Cardolumen zurück, die letzteren dienen neben anderen Muskeln zu der früher erwähnten Drehung des Copulationsapparats. Diese Drehung wird hauptsächlich bewirkt durch die einseitige Kontraktion von symmetrisch angeordneten Muskeln, die den Cardo mit dem 12. Sternit verbinden und am Rande des rinnenförmigen Stückes inserieren (Textfig. K a, b mu_6). Am vordersten Ende der Genitaltasche (Fig. 30, 31 x) setzen sich Muskeln an, die nach hinten zum 12. Sternit ziehen (Fig. 20—22 mu_7); sie vollführen, da bei der Abscheidung des Chitins, das der dort engen Tasche mit dem des Cardo verschmilzt, die Vorstreckung des ganzen Copulationsapparats. Das 12. Sternit verbinden einerseits kräftige Muskeln mit der schlauchförmig eingesenkten Intersegmentalmembran zwischen 11. und 10. Sternit und andererseits langgestreckte Muskelstränge mit dem 10. Tergit (Fig. 22, Textfig. K mu_8, mu_9).

Fassen wir die wichtigsten Veränderungen in den einzelnen Entwicklungsperioden nochmals kurz zusammen, so ergeben sich folgende Resultate:

1. Die aus dem Ei schlüpfende Larve besitzt in der Nähe des hinteren Randes des 12. Sternits eine Einstülpung des Körperepithels, die Anlage der Genitaltasche; ihrem blinden Ende liegen ein Paar keulenförmiger Gebilde an, aus denen die Vasa deferentia

und Anhangsdrüsen hervorgehen. Vor der letzten larvalen Häutung entwickeln sich am Grunde der Genitaltasche 2 Zäpfchen, die Primitivzapfen. Hiermit ist die erste Entwicklungsperiode abgeschlossen.

2. Zwischen den Primitivzapfen stülpt sich, und hierdurch ist vornehmlich die zweite Entwicklungsperiode charakterisiert, der Ductus ejaculatorius ein, der die Anhangsdrüsen proximalwärts drängt.

3. Im dritten Stadium legt sich die Puppe an. Zwischen den verschmelzenden Primitivzapfen, die in die Bildung der Valven eingehen, entsteht am distalen Ende des Ductus ejaculatorius aber noch im Bereich der Genitaltasche ein zweites Paar von Zäpfchen; es sind dies die Peniszapfen. In diese Periode fällt auch die Bildung des Cardo. Am Ende derselben findet die Umstülpung der Anlage des Copulationsapparats statt, und es wird eine seichte Penistasche angelegt.

4. Ruhestadium der Puppe.

5. In der fünften Periode, in der die Umwandlung in die Imago erfolgt, treten an den vorhandenen Stücken gestaltliche und histologische Veränderungen auf, das Chitin wird abgeschieden und die endgültige Form des Copulationsapparats festgelegt. Dieser tritt durch zwei vom Ductus ejaculatorius ausgehende Verbindungsschläuche mit dem akzessorischen Teil des Genitalapparats in Kommunikation.

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit denen von SCHRÖDER[1]) bei Scolytiden, so ergibt sich vor allem ein wesentlicher Unterschied, der das Segment, an dem die Einstülpung der Genitaltasche erfolgt, betrifft. SCHRÖDER[2]) sagt in bezug auf *Ips* (*Tomicus*) *typographus* L.: „Wenn die beiden von den Hoden auslaufenden Verbindungsrohre das Ende des achten Abdominalsegmentes erreicht haben, so beginnt auch die erste ektodermale Einstülpung sich zu bilden. Dieselbe geht unpaar aus der Hypodermis hervor, . . .“ „ . . .[3]) Nahe an der siebenten Ventralplatte verändern sich die Zellen; sie dringen in das Innere des Larvenkörpers vor; . . .“ Nach SCHRÖDER entsteht also die erste ectodermale Einstülpung zwecks Anlage des Copulationsapparats bei *Ips* (*Tomicus*) *typographus* L. am 8. abdominalen bzw. 11. Körpersternit und nicht wie bei

1) SCHRÖDER (44), (45).
2) SCHRÖDER (45), p. 91.
3) SCHRÖDER (45), p. 92.

Tenebrio molitor am 12. Körpersegment. Dieser Unterschied könnte vielleicht durch die bei den Scolytiden auftretende Reduktion der abdominalen Segmente sich ergeben. Meine Befunde an *Tenebrio* stimmen sehr gut in diesem Punkte mit den ZANDER'schen Untersuchungen, die sich auf *Vespa germanica* [1]), *Bombus* [2]), *Apis* [3]), *Limnophilus bipunctatus* [4]) und *Parapoynx stratiotaria* [5]) beziehen, und mit den Ergebnissen von MICHAELIS bei *Apis* [6]) überein. SCHRÖDER geht dann leider bei der weiteren Besprechung der Entwicklung der Genitalanlagen nicht näher auf die Beziehung der Anfangsstadien des chitinigen Copulationsapparats zu den bei dem Scolytiden so kompliziert gebauten fertigen ein, sondern bespricht hauptsächlich die Genese der Anhangsdrüsen und des Ductus ejaculatorius. Er sagt [7]) von den Differenzierungen des Copulationsapparats bei der Larve nur, wobei er sich der Bezeichnungen LINDEMANN's [8]) bedient: „Die erste chitinige nunmehr halbkreisförmige Anlage hat sich nun verbreitert, auf allen Schnitten, welche durch die Anlage in diesem Stadium geführt sind, fallen uns die hellen, chitinigen Streifen Fig. 6 *ch* auf; die chitinige Anlage bildet jetzt eine Rinne, jedenfalls die erste Anlage zu der Gabel [9]), welche LINDEMANN als eins der drei primären, bei keiner Species fehlenden Stücke bezeichnet. In der Mitte, innen entspringt aus dieser Rinne die schon vorhin erwähnte Einstülpung Fig. 6 *z*, welche sich auch verstärkt hat und jetzt einen Zapfen, vermutlich die erste Anlage zu dem dritten von LINDEMANN bezeichneten Stück, dem Stengel, bildet.“ Bezüglich der Bildung des Ductus ejaculatorius ergibt sich jedoch zwischen *Ips* (*Tomicus*) *typographus* L. und *Tenebrio molitor* L. eine Übereinstimmung, insofern auch SCHRÖDER [10]) die Entstehung des Ausspritzungskanales als eine mediane Einstülpung angibt.

Vergleichen wir nun die Entwicklung des männlichen Copulationsapparats von *Tenebrio molitor* mit

---

1) ZANDER (59), p. 471.
2) ZANDER (59), p. 477.
3) ZANDER (59), p. 479.
4) ZANDER (60), p. 225.
5) ZANDER (61), p. 580.
6) MICHAELIS (34).
7) SCHRÖDER (45), p. 94.
8) LINDEMANN (33).
9) Nach VERHOEFF Paramerenrest; s. Tabelle!
10) SCHRÖDER (45), p. 94 u. 95.

den Untersuchungen ZANDER's[1]) bei den Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren, so ergeben sich ganz auffällige Übereinstimmungen. ZANDER schreibt in seiner Arbeit[2]): „Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren": „Ich konnte nachweisen, daß in allen drei Insektengruppen die Geschlechtsanhänge morphologisch durchaus gleichwertigen Anlagen ihre Entstehung verdanken. Diese Homologie kommt zum Ausdruck:

1. in der Anlage einer der Form nach verschiedenen Einsenkung (Genitaltasche) der zwölften Bauchschuppe,
2. in der Entwicklung eines Paares einfacher Primitivzapfen am Grunde der Genitaltasche,
3. in der sekundären Spaltung jedes Zapfens in ein laterales (Valva) und ein mediales (Penis) Stück,
4. in der Entstehung des Penis aus ursprünglich paarigen Anlagen."

Die Genitaltasche und die Primitivzapfen zeigen anfänglich in ihrer Entwicklung bei den von ZANDER[3]) und MICHAELIS[4]) untersuchten Formen die größte Übereinstimmung, und ganz ähnliche Verhältnisse finden wir in dieser Hinsicht bei *Tenebrio molitor*. Auch im Hinblick auf die Entstehung des Penis aus ursprünglich paarigen Anlagen stimmen die Befunde an *Tenebrio* mit denen der erwähnten Hexapoden überein, es ergeben sich jedoch, von den Unterschieden in der weiteren Entwicklung abgesehen, bemerkenswerte bezüglich der Bildung der Peniszapfen selbst. Bei allen von ZANDER und MICHAELIS untersuchten Arten handelt es sich um eine „secundäre Spaltung"[5]) der Primitivzapfen, hier aber um eine Wucherung des den Primitivzapfen dorsal zunächst liegenden Genitaltaschenepithels.

Der Zeitpunkt der Einstülpung des Ductus ejaculatorius ist im Hinblick auf die Bildung der Peniszapfen bei den einzelnen Formen, wie es scheint, verschieden. Während die Bildung des Ausspritzungskanals nach ZANDER[6]) bei *Vespa, Bombus, Limnophilus* und *Parapoynx* nach der Abspaltung der Peniszapfen erfolgt, tritt

---

1) ZANDER (59), (60), (61), (62).
2) ZANDER (61), p. 589.
3) ZANDER (59), (60), (61).
4) MICHAELIS (34).
5) ZANDER (61), p. 589.
6) ZANDER (59), p. 473, 475, 477—478; (60), p. 227—228; (61), p. 581—582.

dieselbe nach MICHAELIS[1]) bei *Apis* und nach meinen Befunden bei *Tenebrio* vor der Bildung der Peniszapfen auf.

Die auf Grund seiner Untersuchungen an Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren von ZANDER[2]) ausgesprochene Vermutung, daß die männlichen Genitalanhänge aller Insecten „morphogenetisch durchaus gleichwertigen Anlagen ihre Entstehung verdanken“[3]), vermag ich, wie aus der vorliegenden Arbeit hervorgeht, für die Coleopteren insofern zu bestätigen, als auch bei diesen „die Entwicklung eines einzigen Primitivzapfenpaares am Grunde einer dem postsegmentalen Rande der 12. Bauchschuppe benachbarten Genitaltasche“[4]) den Ausgangspunkt der Bildung des ganzen Copulationsapparats darstellt; wenn auch die Bildung des Penis insbesonders bei *Tenebrio* in etwas anderer Weise verläuft als bei Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren, so sehen wir doch, daß er da wie dort aus einer paarigen Anlage hervorgeht, die in dem einen Falle direkt durch Abspaltung aus den Primitivzapfen entsteht, in dem anderen einer Epithelwucherung ihren Ursprung verdankt, die zwischen den Primitivzapfen gelegen ist und sich direkt an diese anschließt. Mit Rücksicht auf die innigen, räumlichen Beziehungen der Penisanlage zu den Primitivzapfen möchte ich diesen verschiedenen Bildungsweisen des Penis keine fundamentale Bedeutung beimessen.

Graz, im Oktober 1912.

---

1) MICHAELIS (34), p. 449—450.
2) ZANDER (62), p. 4.
3) ZANDER (61), p. 589.
4) ZANDER (62), p. 27.

Literaturverzeichnis.

1. Bachmetjew, P., Experimentelle, entomologische Studien. 1. Bd.: Temperaturverhältnisse bei Insekten, Leipzig 1901.
2. Berlese, A., Gli insetti. Vol. 1: embriologia e morfologia, Milano 1909.
3. Boas, J. E. V., Organe copulateure et accouplement du Hanneton, in: Overs. Dansk. Vid. Selsk. Forh., 1892, p. 239—261.
4. Bordas, L., Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères, in: Ann. Sc. nat. (8.), Zool., 1900.
5. Dewitz, H., Beitrag zur postembryonalen Gliedmaßenentwicklung bei den Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., 1878.
6. Escherich, K., Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. (Ein Beitrag zur Bastardfrage.), in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 42, 1892.
7. —, Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Lucaniden und Scarabaeiden, in: Wien. entomol. Ztg., Vol. 12, 1893.
8. —, Zur Kenntnis der Coleopterengattung Trichodes, ibid., 1893.
9. —, Beiträge zur Naturgeschichte der Meloidengattung Lytta Fab., ibid., Vol. 44, 1894.
10. —, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 57, 1894.
11. —, Bemerkungen über Verhoeffs „primäre und secundäre Sexualcharaktere“ der Insekten, in: Entomol. Nachr. (Karsch), Jg. 20.
12. —, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Coleopter.-Fam. der Rhysodiden, in: Wien. entomol. Ztg., Jg. 17, 1898.
13. Ganin, M., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 19, 1869.

14. Graber, V., Über die embryonalen Hinterleibsanhänge der Insekten und ihre Bedeutung für die Erkenntnis der Vorfahren dieser Tiere, in: Natur, Halle 1889, No. 42.
15. —, Über den Bau und die phylogenetische Bedeutung der embryonalen Bauchanhänge der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 9, 1889.
16. —, Über die morphologische Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insektenembryonen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 17, 1891.
17. Haase, E., Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden, ibid., Vol. 15, 1889.
18. —, Abdominalanhänge bei Hexapoden, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1889.
19. Heider, K., Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L., Jena 1886.
20. Henneguy, L. F., Les insectes, Paris 1904.
21. Heymons, R., Die Segmentierung des Insektenkörpers, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, phys. Abh., 1895.
22. —, Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 24, 1896.
23. —, Über die abdominalen Körperanhänge der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 16, 1896.
24. —, Der morphologische Bau des Insektenabdomens, in: Zool. Ctrbl., Vol. 4, 1899.
25. —, Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender, in: Biblioth. zool., Vol. 13, 1901—1902.
26. Hilger, C., Zur Morphologie des Käferabdomens, in: Zool. Ctrbl., Jg. 1, 1894.
27. Klapalek, Fr., Über Gonopoden der Insekten und die Bedeutung derselben für die Systematik, in: Zool. Anz., Vol. 27, 1904.
28. Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893.
29. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 1893.
30. Kowalewsky, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Würmer und Arthropoden, 1871, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), Vol. 16.
31. Kraatz, G., Über das männliche Begattungsglied der europäischen Cetoniden, in: Deutsch. entomol. Ztschr., 1881.
32. —, Über die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für Systematik und Artunterscheidung, ibid., 1881.
33. Lindemann, C., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, 1875.

34. MICHAELIS, G., Bau und Entwicklung des männlichen Begattungsapparates der Honigbiene, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, 1900.

35. NUSBAUM, J., Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten, in: Zool. Anz., Jg. 5, 1882.

36. ORMANCEY, Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères, in: Ann. nat. (3), Zool., Vol. 12, 1849.

37. PALMÉN, J. A., Zur vergl. Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 9, 1884.

38. —, Über paarige Ausführungsgänge bei Insekten, Leipzig 1884.

39. PEYTOUREAU, S. A., Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des Insectes, Paris 1895.

40. REEKER, H., Abdominalsegmente und Copulationsorgane der Käfer, in: 22. Jahresber. Westf. Prov.-Ver., 1894.

41. ROUSSEL, Recherches sur les organes génitaux des Insectes Coléoptères de la famille des Scarabéides, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 100, 1860.

42. SALING, TH., Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 86, 1907.

43. SCHNEIDER, A., Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten, in: Zool. Beiträge, Vol. 1, 1883.

44. SCHRÖDER, L., Entwicklungsgeschichtliche und anatomische Studien über das männliche Genitalorgan einiger Scolytiden, in: Zool. Anz., Vol. 24, 1901.

45. —, —, in: Arch. Naturg., Jg. 68, Bd. 1, 1902.

46. SCHWARZ, O. und J. WEISE, Bemerkungen zu Herrn C. VERHOEFFS Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, in: Deutsch. entomol. Ztschr., 1894.

47. VERHOEFF, C., Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, ibid., 1893.

48. —, Finden sich für die Laminae basales der männlichen Coleoptera Homologa bei Hymenopteren, in: Zool. Anz., 1893.

49. —, Vergleichende Morphologie des Abdomens der männlichen und weibl. Lampyriden, Cantharıden und Malachiden untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Borsaldrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Coleopteren, in: Arch. Naturg., Jg. 60, Bd. 1, 1894.

50. —, Beitrag zur Kenntnis d. Abdomens der männlichen Clateriden, in: Zool. Anz., Jg. 17, 1894.

51. —, Über die Copulationsorgane männlicher Coleopteren; eine Antwort an die Herren SCHWARZ und WEISE, in: Deutsch. entomol. Ztschr., 1895.

52. —, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccineliden, in: Arch. Naturg., Jg. 61, Bd. 1, 1895.

53. Verhoeff, C., Vergleichend morphologische Untersuchungen über das Abdomen der Emdomychiden, Erotyliden und Languiriiden (im alten Sinne) und über Muskulatur des Copulationsapparates von Triplax, ibid., Jg. 61, Bd. 1, 1895.
54. —, Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insekten und Myriapoden, in: Zool. Anz., Vol. 19, 1896.
55. —, Über das Abdomen der Scolytiden, ein Beitrag zur vergl. Morphologie des Hinterleibes der Coleopteren, in: Arch. Naturg., Jg. 62, Bd. 1, 1896.
56. —, Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden, in: Zool. Anz., Vol. 2, 1898.
57. Verson, E., Zur Entwicklungsgeschichte der männlichen Geschlechtsanhänge bei Insekten, ibid., Vol. 27, 1904.
58. Weise, J., Abbildungen der Forcipes verschiedener Chrysomeliden, in: Deutsch. entomol. Ztschr., 1890.
59. Zander, E., Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, 1900.
60. —, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren, ibid., Vol. 70, 1901.
61. —, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren, ibid., Vol. 74, 1903.
62. —, Der Stilplan des männlichen Genitalapparates der Hexapoden (Habilitationsschrift, Erlangen), 1903.

Erklärung der Abbildungen.

IV—XIII 4.—13. Segment
IVd—XIIId 4.—13. Tergit
IVv—XIIIv 4.—13. Sternit
IVdl—XIIIdl 4.—13. Tergit der Larve
IVvl—XIIIvl 4.—13. Sternit der Larve
IVdp—XIIIdp 4.—13. Tergit der Puppe
Vvp—XIIIvp 5.—13. Sternit der Puppe
IVdi—XIIIdi 4.—13. Tergit der Imago
VIvi—XIIvi 6.—12. Sternit der Imago
adr Anhangsdrüsen
an Anus
c Corniculi
ca Cardo
cox Coxa
cp Copulationsapparat
cu Cuticula
cu` abgehobene Cuticula
cu`.de abgehobene Cuticula des Ductus ejaculatorius
cu.gt Cuticula der Genitaltasche
d Darm
de Ductus ejaculatorius
di Divertikel der Anhangsdrüsen
ep Epithel
ep.gt Epithel der Genitaltasche
f Firste der Cuticula an der Verwachsungsnaht der Valven
go Gonapophysen
gt Genitaltasche
gtö Genitaltaschenöffnung
h Hoden
ism Intersegmentalmembran
kca kürzeres Cardostück
l löffelförmiger, distaler Teil der Valven
lca längeres Cardostück
lcu' abgehobene Larvencuticula
m mittleres Gewebe der Primitivzapfen
Mt Metathorax
mu_1—mu_9 Muskel
na Nachschieber am 13. Sternit der Larve
p Penis
p.cu Cuticula der Puppe
prz Primitivzapfen
pt Penistasche
pt.ep Penistaschenepithel
pz Peniszapfen
rgt Rand der Genitaltasche
rm Ringmuskulatur des Ductus ejaculatorius
sp Spitzen des kürzeren Cardostückes
st Stigma
st_4 Stigma des 4. Segments

tr Tracheenast
va Valven
va. ep äußeres Valvenepithel
va. ep[1] inneres Valvenepithel = Epithel der Penistasche
vd Vas deferens
v. Dr. d vor der Drehung dorsale Seite des Copulationsapparats
v. Dr. v vor der Drehung ventrale Seite des Copulationsapparats
vgt ventraler Blindsack der Genitaltasche
x Verschmelzungsstelle des Chitins der Genitaltasche mit dem des Cardo
Z Zinken am 12. Tergit der Puppe

(Die Untersuchungen wurden mit einem REICHERT-Mikroskop vorgenommen.)

Tafel 29.

Fig. 1. Querschnitt durch die Genitaltasche und die Anhangsdrüsen einer eben aus dem Ei geschlüpften Larve (3,5 mm lang). Von der Genitaltasche ist nur das durchschnittene Epithel am proximalen Blindende zu sehen (*ep. gt*). Obj. 8, Ok. 2. Gezeichnet in der Höhe des Objekttisches. 321 : 1.

Fig. 2 u. 3. Querschnitte durch die Anlage des Copulationsapparats bei einer 20 mm langen Larve. Obj. 4, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 142 : 1.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch die Anlage des Copulationsapparats bei einer 20 mm langen Larve. Obj. 4, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 142 : 1. (2 Schnitte kombiniert.)

Fig. 5—8. Querschnitte durch die Anlage des Copulationsapparats bei einer ausgewachsenen Larve (28 mm lang) im 2. Entwicklungsstadium. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch den linken Primitivzapfen einer Larve am Beginn des 2. Entwicklungsstadiums. Obj. 8, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 321 : 1.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Anlage des Copulationsapparats zur Zeit der Umstülpung bei einer Larve am Beginn des 3. Entwicklungsstadiums. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83 : 1. (Zwei aufeinanderfolgende Schnitte wegen der abgehobenen Cuticula (*cu'*) kombiniert.)

Fig. 11—12. Querschnitte durch die Anlage des Copulationsapparats einer Larve im 3. Entwicklungsstadium. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83 : 1.

Tafel 30.

Fig. 13—15 (s. Fig. 11—12).

Fig. 16—19. Querschnitte durch die Anlage des Copulationsapparats einer Puppe im 4. Entwicklungsstadium des Tieres. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83 : 1.

Fig. 20—23. Querschnitte durch den fast vollständig entwickelten Copulationsapparat im 5. Entwicklungsstadium. Unter der Puppencuti-

cula (*cu*) bildet sich das Imagoabdomen. Außer Fig. 23 und 27 zeigen die Bilder dieses Stadiums auch Teile von Segmenten. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83 : 1. (S. auch Fig. 28 auf Taf. 31.)

Tafel 31.

Fig. 24—27 (s. Fig. 20—23).

Fig. 28. Distaler Querschnitt desselben Individuums wie in Fig. 20 bis 27. 83 : 1.

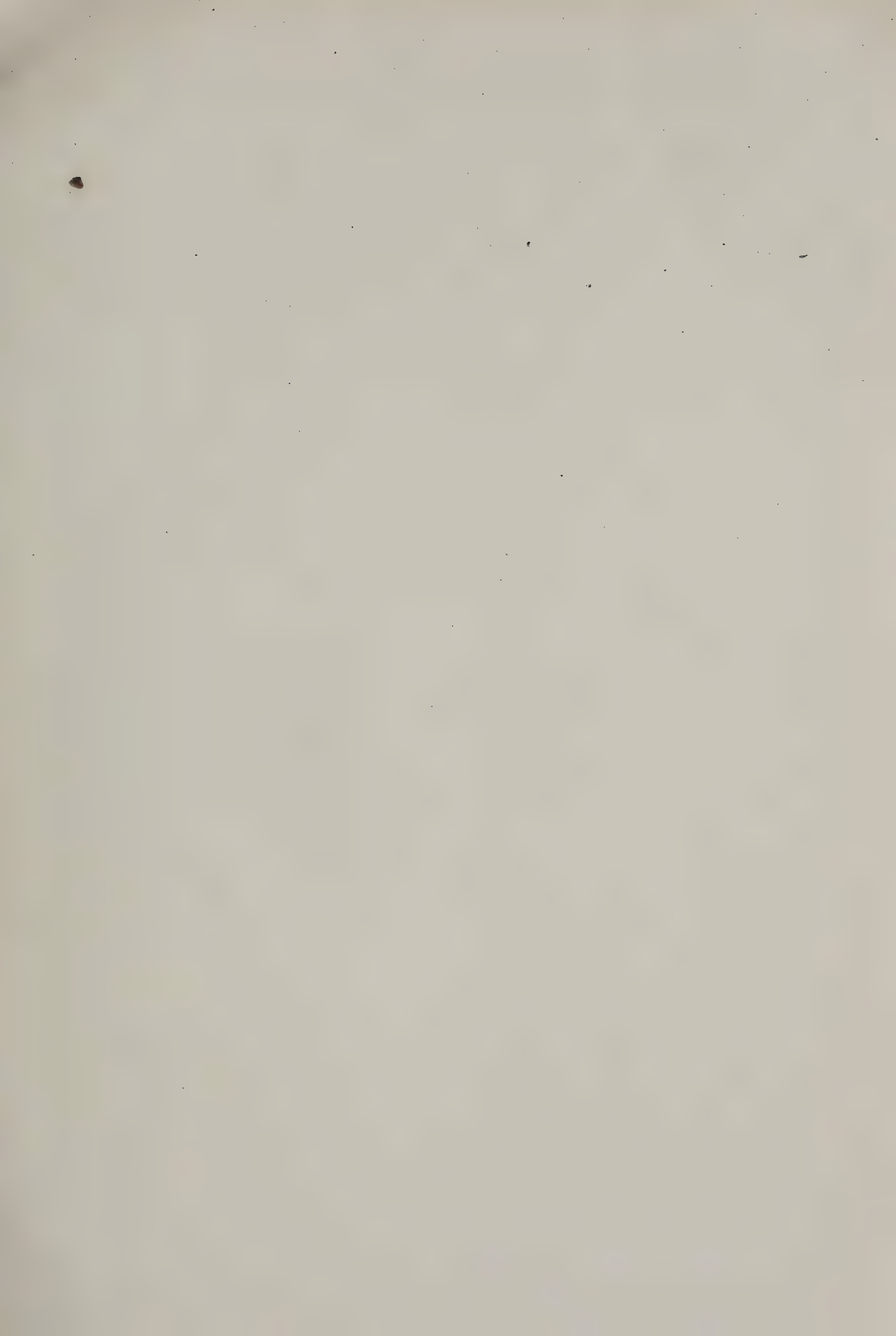
Fig. 29. Querschnitt durch den ventralen Teil der Valven und den Penis in der 5. Entwicklungsperiode des Tieres. Gleiches Objekt wie das in den Fig. 20—28. Obj. 8, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 321 : 1.

Tafel 32.

Fig. 30 A und B. Chitin des Copulationsapparats durch Kochen mit Kalilauge isoliert. A Lage vor der Drehung und B Situation nach dieser. Obj. 1a, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 36 : 1.

Fig. 31. Chitin eines Copulationsapparats mit ausgestülptem Penis und ebensolcher Penistasche weiters Genital- und Analsegment. Nach einem Kalilaugenpräparat wie Fig. 30. Obj. 1a, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 36 : 1.

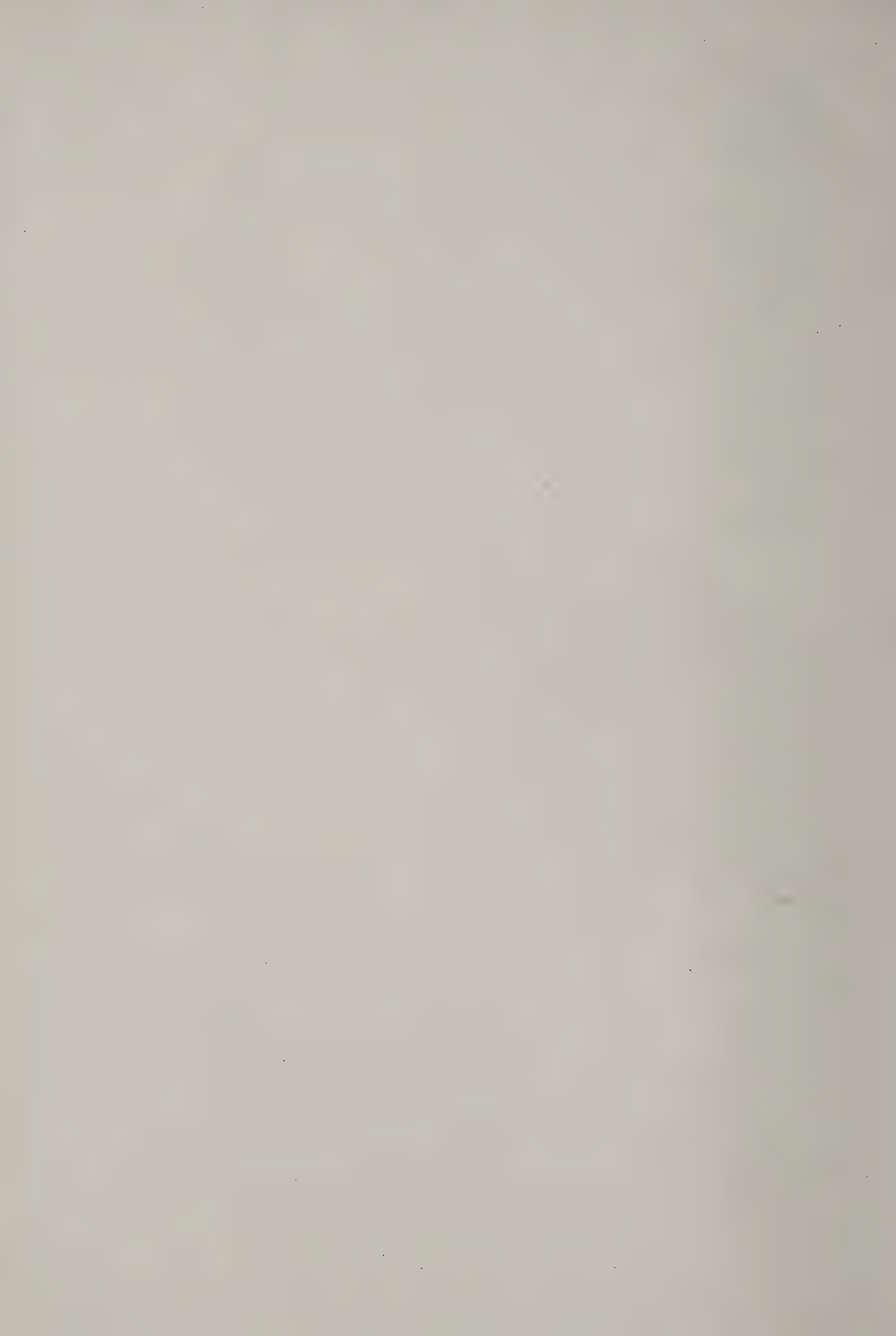
Fig. 32. Querschnitt durch den Copulationsapparat eines vollständig entwickelten Käfers ungefähr in der Mitte der Valven. Die Drehung beträgt nicht ganz 180°. Obj. 4, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 142 : 1.



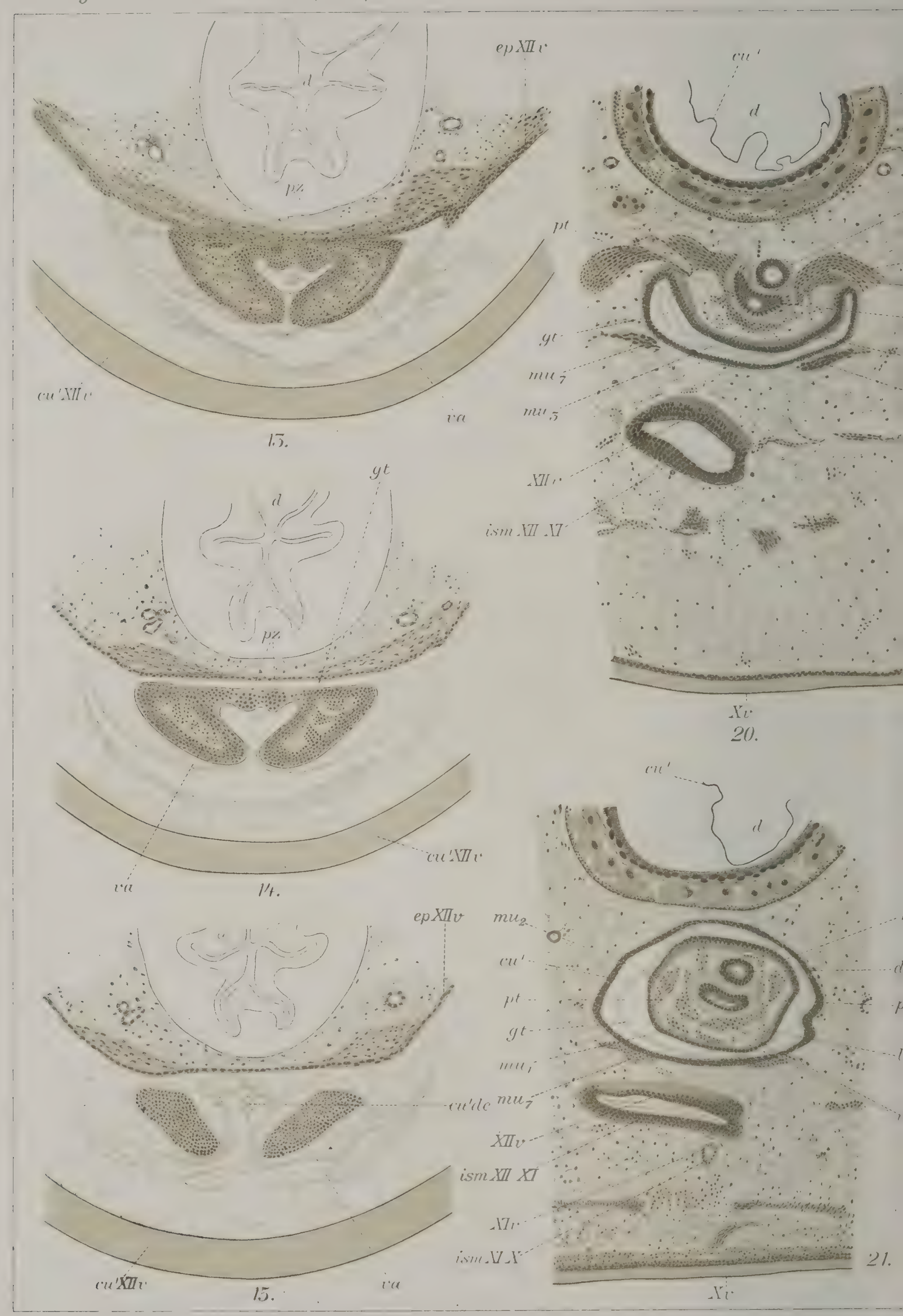

epgt
adr
vd
XIIv
1.
adr
ep gt
XIIv
2.
adr
prz
vd
gt
XIIv
3.
m
ep
cu'
prz
gt
cu' XIIv
XIv
7.
de
cu'
vgt
ep XIIv
cu' XIIv
XIv
6.
cu'
prz
ep
m
epgt
ep XIIv
cu' XIIv
XIv
8.
adr
gt
m
prz
9.



iher in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.







ep XII v
d
pz
pt
cu' XII v
va
13.
gt
d
pz
va
cu' XII v
14.
ep XII v
cu' dc
cu' XII v
va
15.
cu'
d
gt
mu 7
mu 5
XII v
ism XII XI
Xv
20.
cu'
d
mu 2
cu'
pt
gt
mu 1
mu 7
XII v
ism XII XI
XI v
ism XI X
Xv
21.



16.

17.

18.

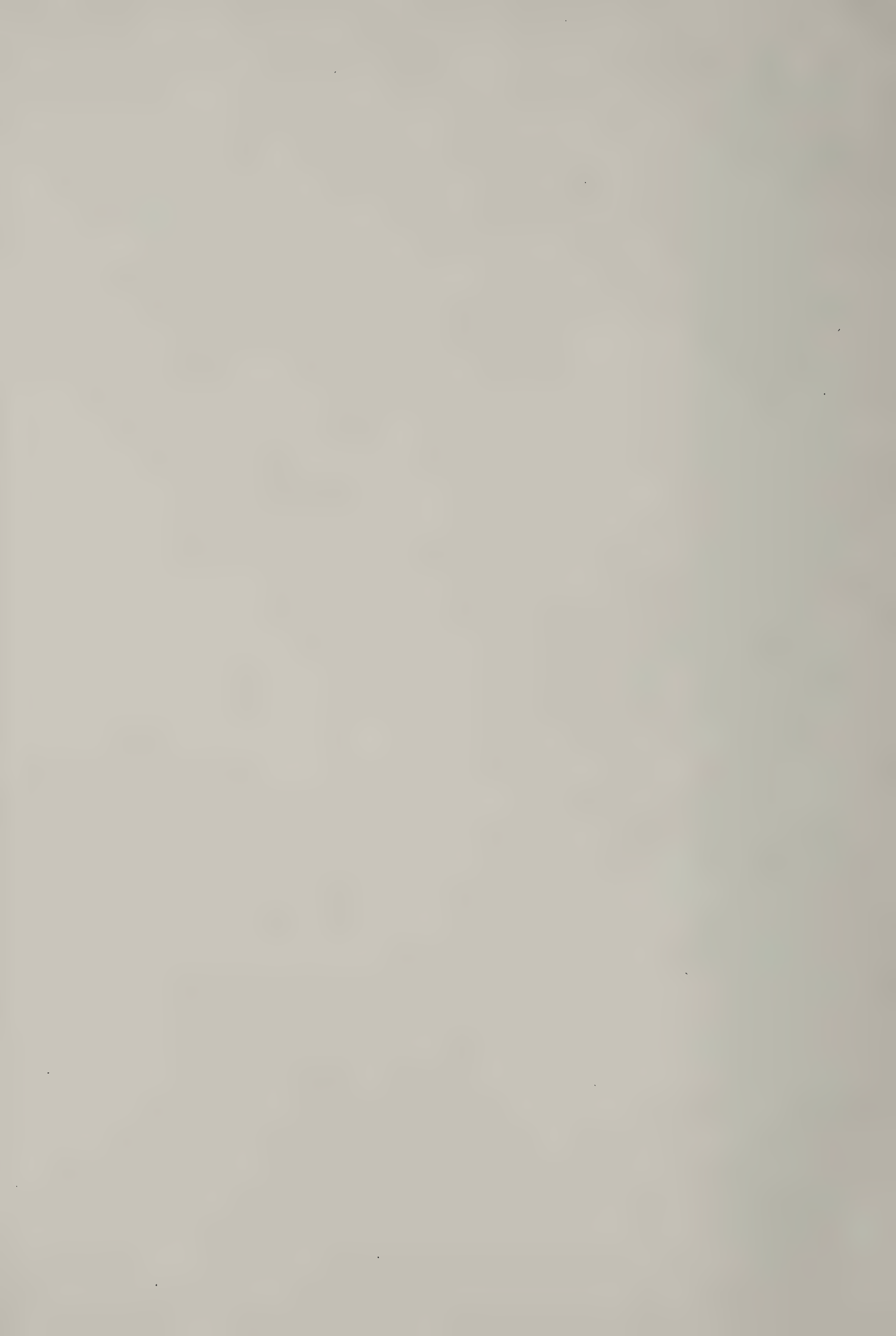
19.

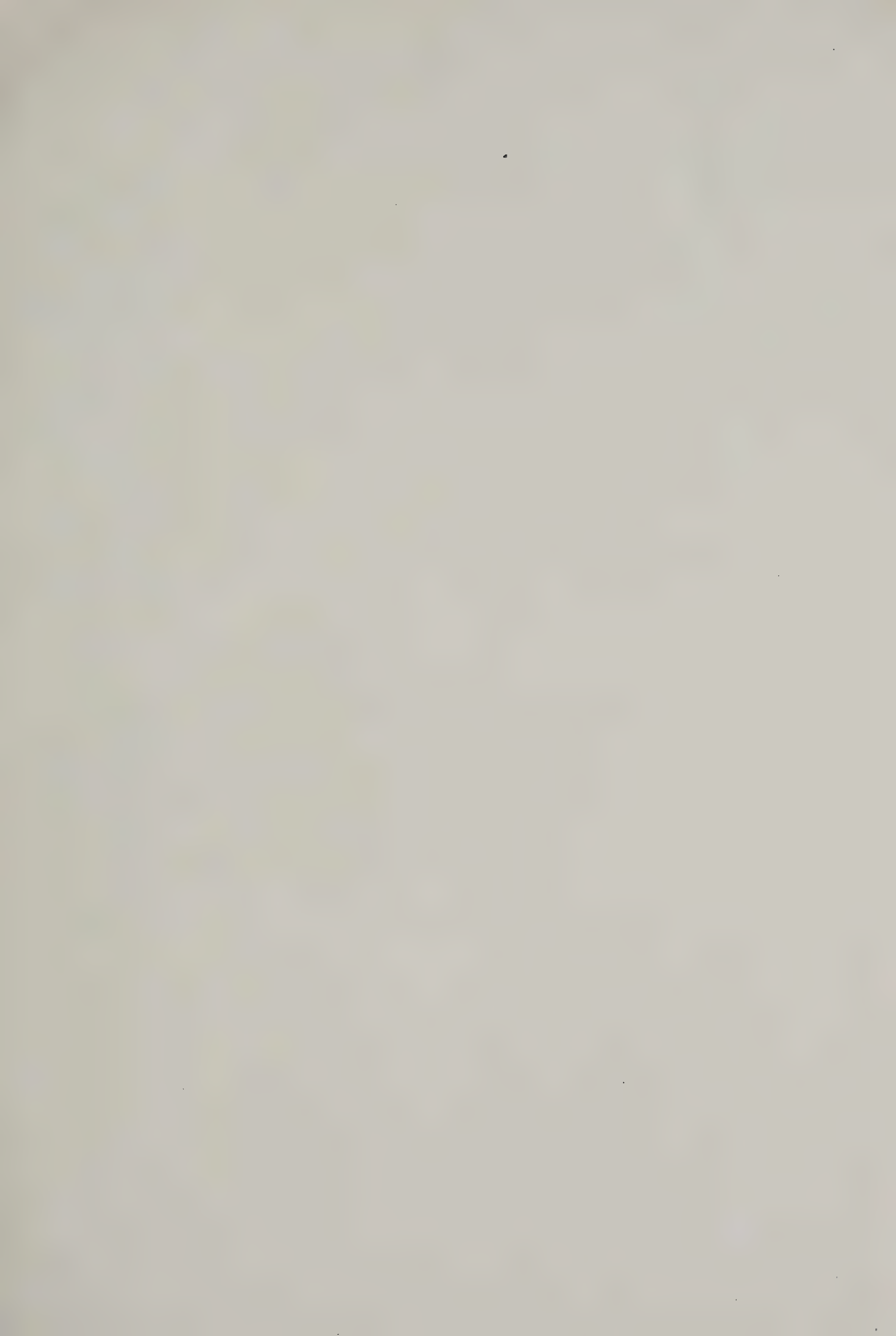
22.

23.

Fischer in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.







Kerschner

Verlag von Gust

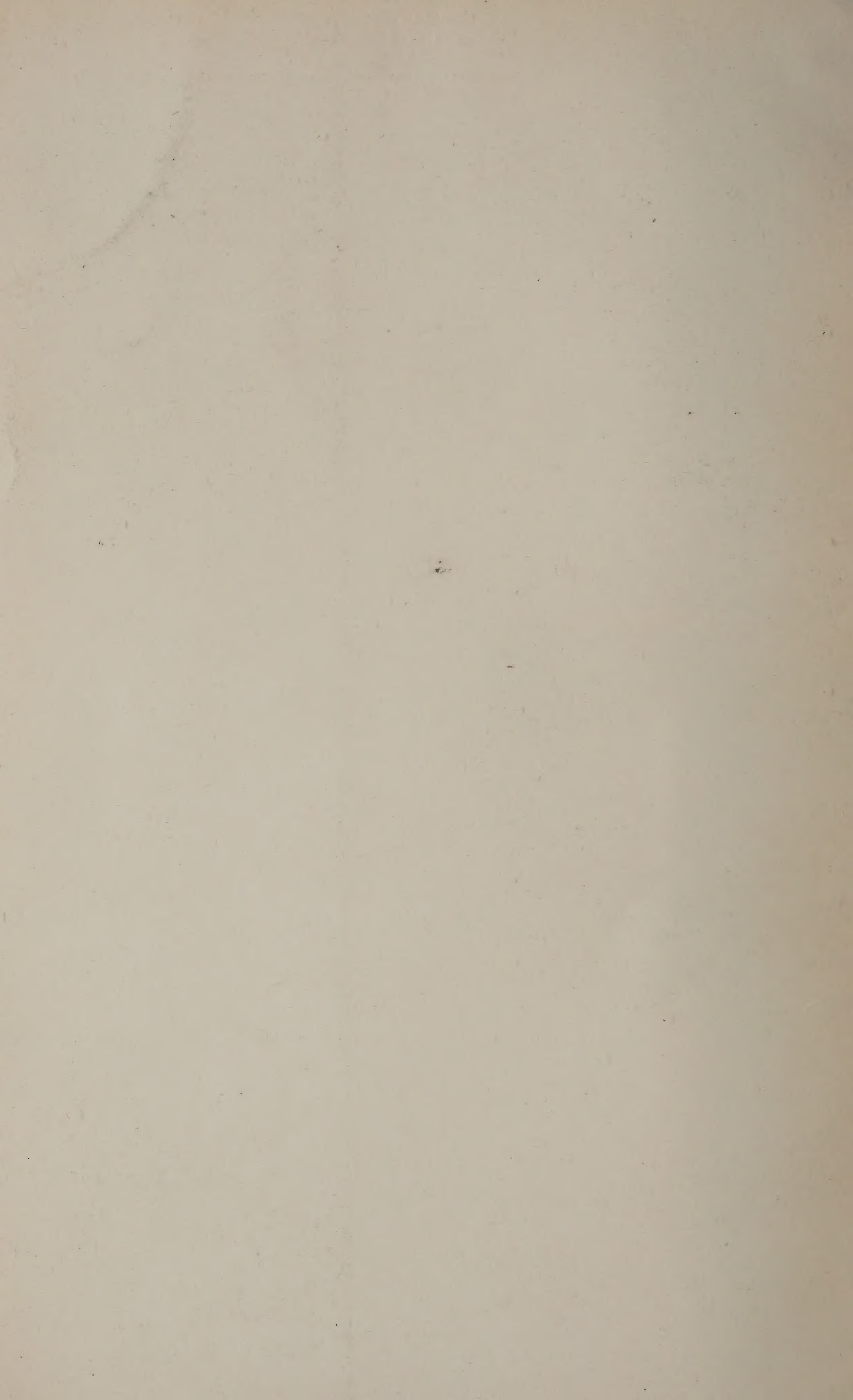


…scher … Jena
Lith Anst.v.K.Wesser, Jena.





Kerschner
Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.





G. Pätz'sche Buchdruckerei Lippert & Co. G. m. b. H.
Naumburg a. d. S.